BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

19

N° 99 NOVEMBRE - DÉCEMBRE 1972

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin,* 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 260 F ; Étranger, 286 F.

ZOOLOGIE : France, 200 F ; Étranger, 220 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 50 F ; Étranger, 55 F.

SCIENCES DE L'HOMME : France, 45 F ; Étranger, 50 F.

BOTANIQUE : France, 40 F ; Étranger, 44 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUE : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 99, novembre-décembre 1972, Sciences de la Terre 19

La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes)

par Bernard Sigé *

Résumé. — L'étude des dents de micromammifères (principalement des marsupiaux didelphoïdes) provenant de la formation Vilquechico (Crétacé supérieur, Pérou) comporte une première partie descriptive et une deuxième partie interprétative. Celle-ci s'accompagne d'une comparaison avec le matériel du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, et de l'analyse des rapports avec les éléments connus du Tertiaire ancien du Brésil et de Patagonie.

Par sa variété, la faunule du gisement péruvien atteste l'ancienneté des marsupiaux sur le continent sud-américain. La composition de l'assemblage faunique montre, d'autre part, une certaine identité de peuplement marsupial panaméricain à l'époque considérée. Cette notion reste toutefois assez relative pour que l'on ne puisse pas en déduire la contemporanéité d'une connexion terrestre entre le sud et le nord. L'apport de la faunule conduit enfin à commenter les principales conceptions classiques et modernes en matière de paléobiogéographie des marsupiaux.

Abstract. — The study of micro-mammalian teeth (principally of didelphoid marsupials) from the Vilquechico formation (late Cretaceous, Peru) is comprised of two parts, the first being descriptive and the second interpretive. The latter is accompanied by a comparison with the late Cretaceous material from North America, and by an analysis of the relationships with the known elements from the early Tertiary of Brazil and Patagonia.

By its variety the faunule of the Peruvian locality demonstrates the long-established presence of marsupials on the South American continent. The composition of the faunal assemblage shows, moreover, a certain homogeneity of the pan-American marsupial population during the epoch considered. This notion remains, however, relative enough so that one cannot deduce from it the contemporanity of a land connection between the south and the north. The contribution made by the faunule leads to a consideration of the principal classic and modern conceptions concerning marsupial paleobiogeography.

SOMMAIRE

* *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Faculté des Sciences, place E.-Bataillon, 34060 Montpellier cedex.*

Introduction

Le premier mammifère mésozoïque recueilli en Amérique du Sud, *Perutherium altiplanense* Thaler (*in* Grambast *et al.*, 1967), provient du gisement péruvien de Laguna Umayo (Département de Puno). De récentes publications (Sigé, 1968, 1971) ont fait succinctement connaître les résultats des fouilles de reconnaissance effectuées en 1967 dans cette localité. La présente note consiste en la description des dents de mammifères trouvées au sein du matériel recueilli lors de cette campagne. Les restes des autres vertébrés trouvés à cette occasion ont été confiés à différents spécialistes [1].

La méconnaissance quasi absolue, à ce jour, des mammifères mésozoïques néotropicaux justifie la description et la figuration du matériel récolté, faible en quantité et en qualité. L'importance de ces fossiles est en effet relativement considérable, à l'heure actuelle, pour la connaissance du peuplement mammalien sud-américain, et conjointement pour celle de la dispersion ancienne des marsupiaux et des condylarthres.

I. COMMENTAIRE STRATIGRAPHIQUE

Une description générale des terrains fossilifères et quelques commentaires ont été donnés en 1968. L'opportunité apparaît de faire connaître ici la succession stratigraphique observée dans l'affleurement considéré. L'intérêt principal du présent relevé (fig. 1), dont est indiquée la localisation sur le terrain (fig. 2), réside davantage dans la mise en évidence des horizons fossilifères successifs, plutôt que dans l'exactitude des définitions lithologiques ou des épaisseurs rencontrées : l'aspect répétitif des faciès et les stratifications entrecroisées rendent assez délicate toute tentative de stratigraphie détaillée. Ainsi qu'on peut le constater ici, les niveaux renfermant des restes osseux consistent le plus souvent en bancs peu épais de microconglomérats. Ces sédiments, de couleur rouge, comportent un ciment argileux et inégalement calcitique. Certains sont relativement friables (ce qui autorise un lavage-tamisage partiel de la gangue brute), d'autres sont plus compacts. Ces bancs fossilifères sont inclus dans une épaisse série d'argiles et marnes rouges à barres gréseuses, au long de laquelle abondent les stratifications entrecroisées. Huit horizons fossilifères

1. Poissons : M. H. Cappetta ; Amphibiens : M[me] C. Vergnaud-Grazzini ; coquilles d'œufs : MM. R. Dughi et F. Sirugue.

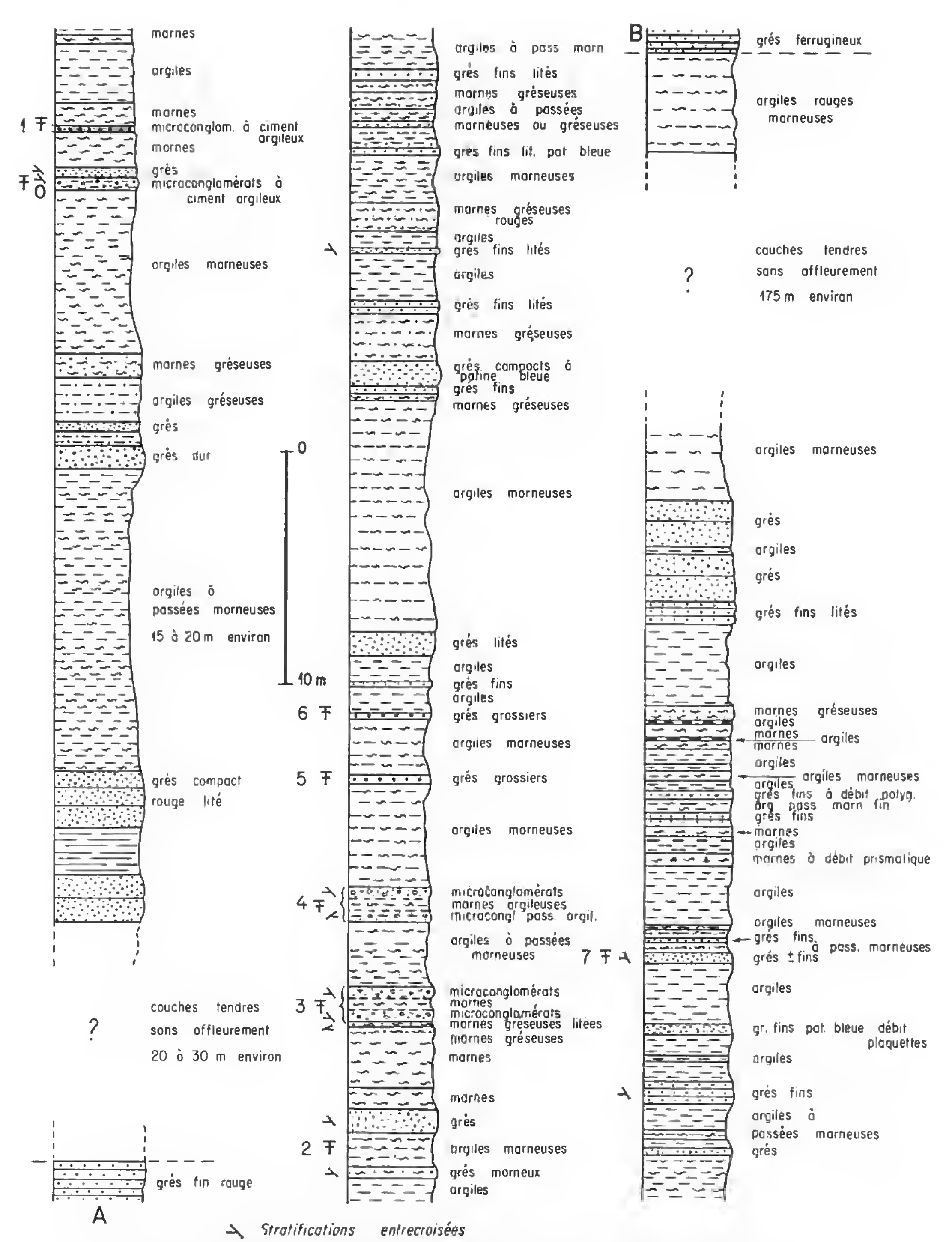


Fig. 1. — Relevé stratigraphique de la formation Vilquechico à l'Hacienda Umayo. Les fossiles étudiés ici proviennent du niveau fossilifère n° 3.

différents (numérotés ici de 0 à 7) ont pu être dénombrés dans une épaisseur de sédiments d'environ 70 m, mais il en existe certainement davantage. La plus grande partie du matériel réuni, et notamment la totalité des restes de mammifères, provient de la couche (figurant en n° 3 sur le présent relevé) qui avait paru la plus favorable après quelques essais comparatifs d'exploitation.

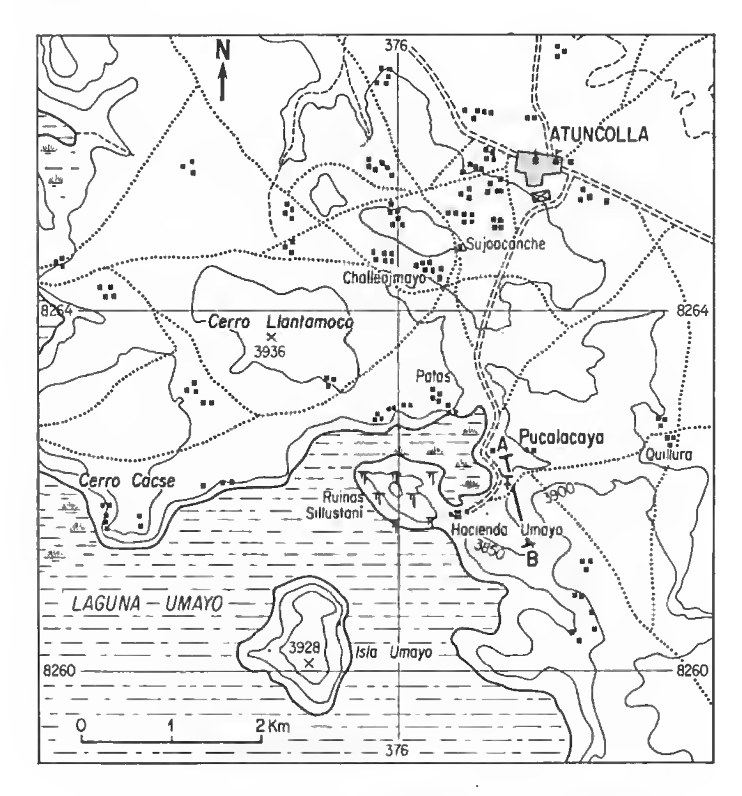


FIG. 2. — Localisation du gisement de Laguna Umayo.

Les terrains comportant les horizons à vertébrés présentent une certaine unité de style lithologique, et sont attribués à la formation Vilquechico. Les limitant de part et d'autre, des couches d'une nature bien différente s'opposent à ce type de dépôts : à la base, des grès compacts, en bancs épais et rapprochés ; au sommet, une série débutant par des grès grossiers très ferrugineux, et se poursuivant par des alternances de grès, conglomérats et niveaux marneux à dominante grise ou sombre. D'après ces différences, aisément repérables sur le terrain, on peut convenir, d'une façon arbitraire et provisoire, de limiter localement la formation Vilquechico à l'ensemble argilo-marneux rouge. Les grès inférieurs pourraient représenter le sommet de la formation Cotacucho, les grès ferrugineux le début de la formation Muñani. On sait que, dans la stratigraphie régionale (cf. RIVERA, 1956), ces trois unités constituent l'ensemble sédimentaire du Crétacé supérieur.

Le même niveau riche en vertébrés (n° 3 sur la fig. 1) abonde à sa partie supérieure en oogones de charophytes qui représentent l'association végétale (*Amblyochara peruviana*, *Porochara gildermeisteri*, *Porochara* sp.) décrite par Grambast *et al.* (*o. c.*). Sur celle-ci repose l'attribution des terrains encaissants à la formation Vilquechico, dont l'âge indiqué ici, compris dans les limites du Crétacé moyen et supérieur, serait de préférence Maestrichtien (à noter encore qu'il ne devrait pas s'agir de Crétacé terminal, si l'on admet que la formation Muñani représente localement cette période). Bien que l'unité stratigraphique Vilquechico diffère par sa lithologie des terrains considérés ici, elle fournit, à moins de cent kilomètres de Laguna Umayo, une association de charophytes considérée comme équivalente de celle obtenue dans le gisement à mammifères (Grambast *et al.*, *o. c.*), et rapportée au Crétacé supérieur par les auteurs antérieurs (Peck and Reker, 1947). A Airampone notamment (non loin de Putina, au nord du lac Titicaca) la formation Vilquechico se présente typiquement comme un ensemble de grès durs et de marno-calcaires violacés, montrant suivant les niveaux une abondance variable en charophytes, ostracodes et restes de chéloniens.

Plusieurs auteurs, remarquant la structure dentaire relativement évoluée de *Perutherium*, ont assorti l'âge crétacé d'une réserve plus ou moins nette (Kielan-Jaworowska, 1968 : 176 ; Patterson and Pascual, 1968 : 417 ; Lillegraven, 1969 : 89 ; McKenna, 1969 : 231 ; Clemens, 1971 : 167 ; Simpson, 1971 : 185). Entre temps, la campagne de 1967 à Laguna Umayo avait livré des fragments de coquilles d'œufs reconnus par MM. R. Dughi et F. Sirugue comme ceux de dinosauriens et d'oiseaux, comparables les uns et les autres à des documents de la formation de Lance (Crétacé supérieur d'Amérique du Nord). D'autre part, Branisa *et al.* (1969) ont signalé la présence dans la formation andine El Molino d'une association de charophytes proche de celle de Laguna Umayo. L'unité El Molino, l'un des termes supérieurs de la grande séquence sédimentaire connue dans les Andes boliviennes sous le nom de groupe Puca, se trouvait déjà assez bien datée par des fossiles animaux (poissons et dinosauriens notamment). Ces derniers auteurs proposent de fait une équivalence entre les deux formations El Molino et Vilquechico.

II. DESCRIPTION DU MATÉRIEL

Aucune des quelques dents obtenues à Laguna Umayo ne possède une couronne complète. Le matériel consiste en onze pièces dentaires, certaines encore enracinées sur des fragments de mandibule ou de maxillaire, et deux fragments mandibulaires édentés.

La présente description utilise la terminologie cuspidienne usuelle, incluant les éléments récemment introduits par von Koenigswald (1970). Les côtés appelés mésial et distal sur les dents jugales correspondent respectivement aux côtés antérieur et postérieur. Les mensurations des dents ont été faites suivant les conventions exposées par Clemens (1966 : 4) et Lillegraven (1969 : 16). L'échelle accompagnant les figures du texte correspond à 1 mm.

La méthode adoptée ici consistera à décrire d'abord les différents spécimens. Une interprétation du matériel sera proposée ensuite, à la lumière de comparaisons avec les mammifères du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord.

1. Dents supérieures

LU 5968-6 (fig. 3 ; pl. I, 1)

Il s'agit d'une moitié labiale de molaire gauche, cassée immédiatement à la base linguale des cuspides externes. Le paracône apparaît nettement plus petit et plus étroit mésio-distalement que le métacône ; il porte une crête très légère sur son versant lingual. Le

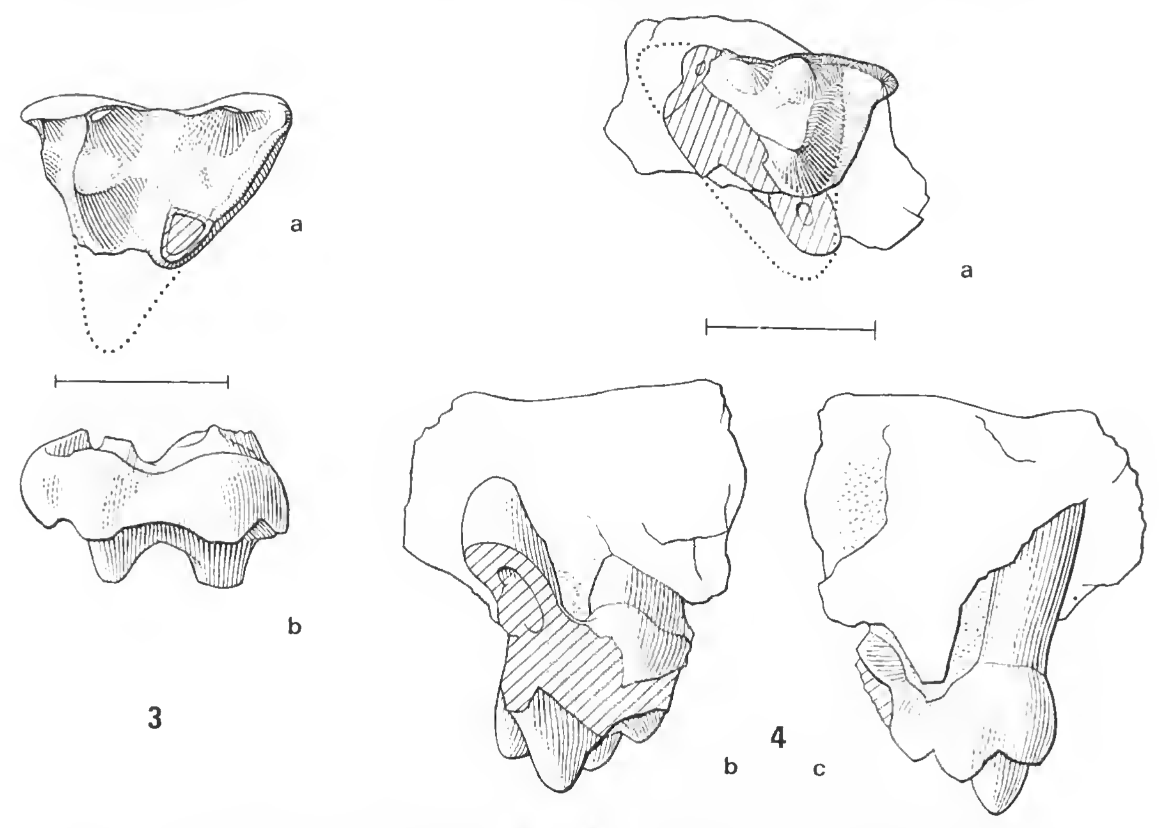


Fig. 3. — LU 5968-6 (*Alphadon austrinum*), M^1 ou M^2 g. incomplète : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale.
Fig. 4. — LU 5968-9 (*Alphadon austrinum*), M^1 ou M^2 dr., fragment : *a*, vue occlusale ; *b*, vue linguale ; *c*, vue labiale.

rebord stylaire est relativement large, et sa région mésiale bien développée. Les cuspides stylaires se trouvent toutes alignées sur le bord labial extrême, et reliées entre elles par une crête légère qui n'atteint cependant pas le métastyle. Le parastyle (A), petit mais net, en contrebas du rebord stylaire, s'individualise en faisant nettement saillie vers l'avant. L'antiparacône (B), relativement fort, se trouve directement relié au paracône par une crête. L'anticône (C) n'est pas développé sur cette dent, ou bien le rudiment qui pouvait exister a été complètement effacé par la légère usure qui affecte le sommet des autres cuspides. L'antimétacône (D) est très net et relativement épais. Le métastyle (E), léger et

simple, n'est que l'extrémité labiale pratiquement indifférenciée de la crête métastylaire. En vue occlusale, le bord labial du rebord stylaire ne montre pas d'échancrure médiane nette, mais une très faible concavité entre l'antiparacône et l'antimétacône, au milieu de laquelle se laisse percevoir un petit bombement vers l'extérieur, à la hauteur de l'anticône éventuel. La couronne présente enfin, en contrebas du paracône, un bord mésial rejoignant très directement et obliquement, sans échancrure sensible, l'extrémité mésiale du parastyle.

LU 5968-10 (pl. I, 2) [1]

Cette pièce est également une moitié labiale de molaire gauche, cassée de la même manière que LU 5968-6, endommagée en outre à l'angle mésio-labial. Le paracône, relativement plus fort que sur la dent LU 5968-6, reste légèrement inférieur au métacône en hauteur et en épaisseur mésio-distale. Ces cuspides ne portent pas de crête linguale. Le rebord stylaire est nettement plus développé que sur LU 5968-6, et sa région mésiale présente une largeur à peine inférieure à celle de la région distale. Les cuspides stylaires ne sont pas alignées, par le fait d'une profonde échancrure médiane du bord labial de la couronne. Mais une fine crête existe comme sur LU 5968-6 entre les cuspides conservées, n'atteignant pas le métastyle. Le parastyle, dont ne subsiste que la base, ne constituait pas une saillie mésiale aussi prononcée que celle observée sur LU 5968-6. L'antiparacône devait être assez fort et très rapproché du parastyle, car les parties basales des deux éléments se confondent en un massif relativement important. La crête labiale issue du paracône s'atténue avant d'atteindre cette région. L'anticône, petit mais très net, se trouve exactement situé au niveau de l'échancrure médiane du bord labial. L'antimétacône se présente comme une cuspide étirée suivant l'obliquité de ce même bord. Une dépression le sépare du métastyle. Celui-ci est un épaississement assez net, mais peu élevé, à l'extrémité labiale d'une crête métastylaire soutenue. Un rebord mésial de la couronne s'observe en contrebas du paracône, rejoignant le massif parastylaire avec une moindre obliquité que sur la dent LU 5968-6.

LU 5968-9 (fig. 4 ; pl. I, 3)

Ce spécimen consiste en une molaire droite très incomplète, enracinée dans un petit fragment de maxillaire. Trois racines sont conservées, mais la partie linguale de la couronne et l'angle labial postérieur manquent, ainsi que l'émail de la surface occlusale dans la région labiale postérieure. Le paracône ressemble à celui de LU 5968-6. La partie mésiale du rebord stylaire présente la même largeur relative que sur cette dernière dent. Les trois cuspides stylaires conservées sont alignées et réunies par une crête très fine. Le parastyle, légèrement en contrebas du rebord stylaire, forme en avant de la dent une saillie amincie dans le plan transversal. L'antiparacône constitue un tubercule assez fort. Une crête légère, apparemment usée, réunit la base linguale de cette cuspide au paracône. L'anticône est plus faible, mais bien développé. Il ne semble pas que le bord labial de la couronne ait pu comporter une échancrure plus prononcée que celle de la dent LU 5968-6. En contrebas du paracône, la couronne présente un rebord mésial plutôt faible, surtout développé à proximité du parastyle. La position de la dent LU 5968-9 sur le maxillaire est bien particulière : le bord labial est orienté obliquement par rapport au bord externe de l'os, l'angle mésial de la couronne venant très nettement à l'extérieur.

1. Cette dent est déjà figurée *in* Sigé, 1971.

LU 4968-1 (fig. 5 ; pl. I, 4)

Cette pièce très endommagée correspond à un fragment labial de molaire supérieure, nettement plus petite que celles décrites précédemment, et de morphologie bien différente. Une seule des deux cuspides externes est conservée ; l'autre ne présente que sa section basale. Le flanc labial de la couronne ne conserve qu'une toute petite portion de son émail dans la région submédiane. Mais une bonne partie du bord labial de la surface occlusale reste discernable. Le rebord stylaire possède une largeur notable, et soutenue d'un côté à l'autre de la couronne. Il forme une cuvette assez profonde, limitée par les crêtes transversales issues des cuspides externes. Des formations stylaires paraissent avoir existé essentiellement aux deux extrémités du bord labial, où elles devaient constituer des saillies vers l'extérieur. Entre ces deux extrémités, le bord labial formait une concavité apparemment régulière, et sans cuspides intermédiaires développées.

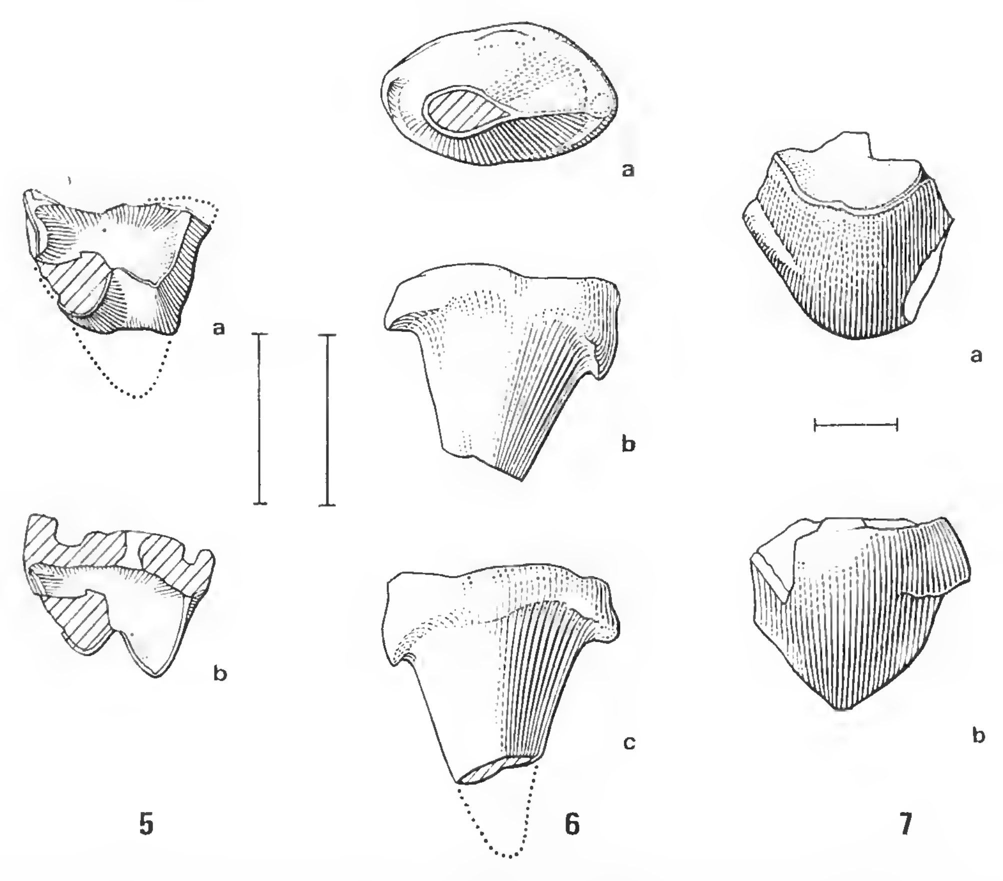


Fig. 5. — LU 4968-1 (? didelphidé indét. 1), M sup. incomplète dr. (?) : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale-occlusale.
Fig. 6. — LU 5968-8 (*Alphadon austrinum* ?), P¹ ou P² dr. : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale ; *c*, vue linguale.
Fig. 7. — LU 31170-1 (*Perutherium altiplanense*), fragment de M sup. g. : *a*, vue occlusale ; *b*, vue linguale.

La cuspide externe brisée montre une épaisseur basale légèrement supérieure à celle de la cuspide conservée, et semble avoir été plus importante. La crête droite et aiguë qui, depuis la cuspide conservée, atteint l'extrémité correspondante du bord labial, pourrait correspondre à une crête métastylaire, mais peut-être aussi à une crête reliant le paracône à un massif parastyle-antiparacône. Le flanc de la couronne qui se trouve en contrebas de la cuspide conservée ne comporte par ailleurs aucune trace de rebord, et le flanc opposé en est également dépourvu.

LU 5968-8 (fig. 6 ; pl. II, 2)

Cette dent est une couronne presque complète de prémolaire, l'apex seulement faisant défaut. Pour les raisons invoquées par la suite, la pièce est considérée comme une P^1 ou P^2 droite.

La couronne, allongée longitudinalement, présente en vue occlusale un contour d'ovale allongé. La cuspide principale, simple, s'élève verticalement. Sa face antérieure, de section très convexe, apparaît très redressée et ne porte pas de crête longitudinale. La face labiale et la face linguale, de section convexe dans leur partie mésiale, forment des surfaces plutôt planes dans leur partie distale où elles ont pour limite commune une crête longitudinale moins redressée que la face mésiale de la cuspide. La base de la couronne comporte un bourrelet pratiquement continu du côté lingual, marqué d'une angulation et d'un épaississement postmédians. Ce bourrelet se poursuit, renforcé, sur une brève partie mésiale de la face labiale, au-delà d'une petite pointe constituant l'angle mésial de la couronne. La face labiale comporte également un bourrelet dans sa région distale, rejoignant l'angle distal à l'emplacement d'une petite cuspide endommagée, lieu d'aboutissement de la crête distale de la cuspide principale. Ce spécimen est brisé au niveau du collet. Avant la préparation de la dent, l'examen de la face radiculaire a montré une section très allongée longitudinalement, étranglée à son niveau médian, notamment par un net rentrant du collet du côté lingual. Ceci paraît indiquer que cette prémolaire possédait deux racines rapprochées.

LU 31170-1 (fig. 7 ; pl. III, 3)

Ce spécimen, recueilli tardivement dans le résidu de tri, appartenait vraisemblablement à une molaire supérieure gauche, de dimensions plus fortes que les autres dents décrites ici. La seule cuspide conservée, reconnaissable comme le protocône, apparaît volumineuse, légèrement renflée, assez peu élevée relativement à sa largeur. Deux crêtes, composant un arc cintré, aboutissent au sommet de la cuspide. Elles séparent le versant lingual, très convexe dans le sens antéro-postérieur, convexe également dans le sens transversal, du versant labial, moins incliné et pratiquement plan, ne comportant qu'une crête transversale médiane à peine discernable, issue du sommet du protocône.

Le flanc mésial comporte un large bourrelet qui s'interrompt avant d'atteindre la base linguale de la cuspide. Sur le flanc distal, endommagé, à la limite même de la région où l'émail est enlevé, l'amorce d'un ressaut suggère la présence d'un massif postérieur au protocône : il s'agit de l'hypocône, dont l'importance ne peut pas être appréciée.

2. Dents inférieures

LU 5968-3 (fig. 8 ; pl. II, 1)

Ce fragment de molaire droite conserve la base labiale du trigonide, la base du talonide ne montrant qu'une partie du bassin talonidien. Il est d'emblée possible d'observer l'importante différence de développement entre le trigonide, étroit, et le talonide, large. Le bord

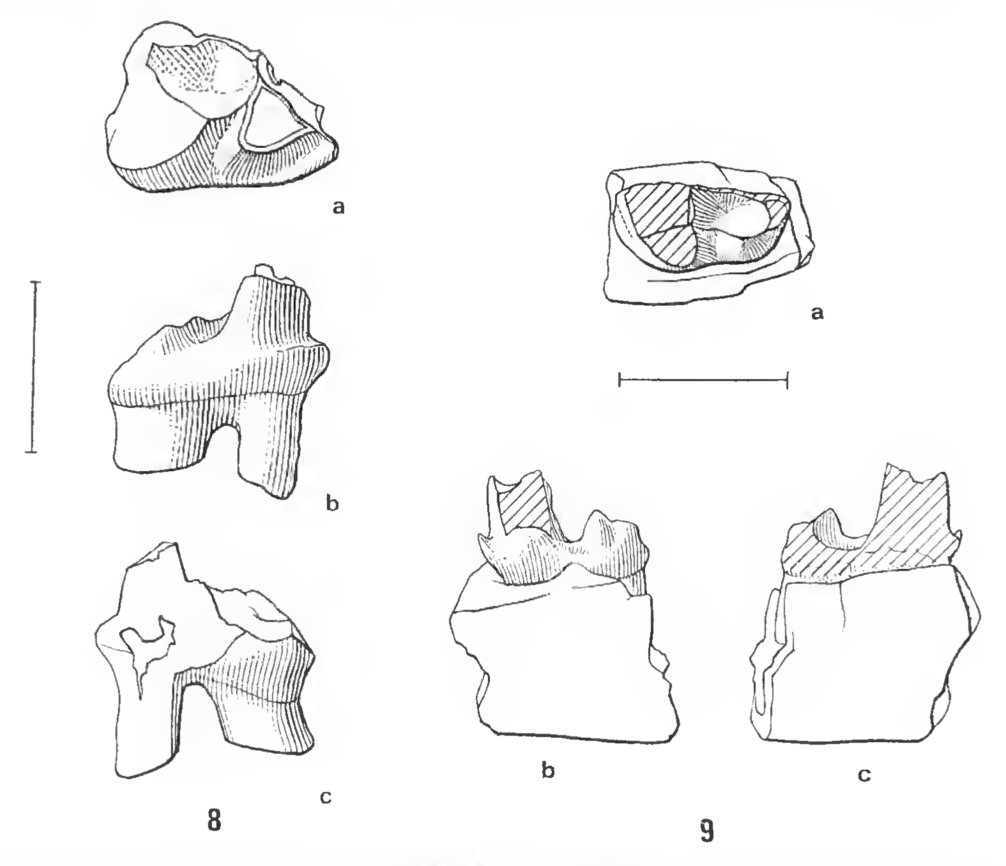


FIG. 8. — LU 5968-3 (? pédiomyidé indét. 1), M inf. dr. incomplète : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale ; *c*, vue linguale.

FIG. 9. — LU 4968-2 (didelphidé indét. 2), M_4 sur fragment de dentaire g. : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale ; *c*, vue linguale.

labial de la dent apparaît en effet régulièrement oblique vers l'avant et l'intérieur. La région de ce bord allant de l'hypoconide au protoconide est dépourvue de bourrelet ; seule la partie mésiale du bord labial en présente un, relativement large. La base du protoconide permet d'apprécier le pincement antéro-postérieur assez accentué de cette cuspide. Du côté labial, une vallée assez ouverte sépare les bases des protoconide et hypoconide. Le bassin

talonidien apparaît large et relativement profond, se relevant progressivement au niveau des bases des cuspides distales. Il semble avoir été fermé lingualement par une entocristide basse et étroite. L'entoconide et l'hypoconulide paraissent avoir eu un développement inférieur à celui de l'hypoconide.

LU 4968-2 (fig. 9 : pl. II, 3)

Ce spécimen consiste en une M_4 gauche portée par un petit fragment de mandibule. La dent conserve son bord labial et mésial. Le trigonide est inégalement tronqué : à la base dans la région labiale, près des sommets des cuspides dans la région linguale. L'hypoconide est conservé, ainsi qu'une partie du bassin du talonide, mais les structures linguales et distales ont disparu.

Sur le fragment d'os dentaire, une particularité retient l'attention : il s'agit, du côté supérieur et labial de l'os, de l'amorce d'une crête, dirigée longitudinalement, bien visible au niveau médian du collet de la molaire. Cette crête se développait visiblement d'une façon ascendante vers l'arrière.

La dent présente un trigonide et un talonide de longueur et de largeur comparables. Le trigonide, fortement pincé dans le sens mésio-distal, constituait un massif nettement plus élevé que le talonide : la séparation entre les paraconide et métaconide ne le creusait pas de façon profonde. Le talonide comportait un bassin étroit et allongé. L'hypoconide forme une cuspide assez aiguë mais petite, s'élevant très verticalement depuis le bord labial de la couronne, sans inclinaison vers l'intérieur. Postérieurement à cette cuspide subsiste le début de la dépression qui la séparait de l'hypoconulide. Ce dernier occupait donc, semble-t-il, une position distale. La partie mésiale du bord labial porte un bourrelet net, s'élargissant vers l'avant jusqu'à former une petite saillie mésiale, et se rétrécissant au-delà jusqu'à l'angle mésio-lingual.

LU 5968-4 (fig. 10 : pl. III, 2)

Ce fragment correspond à la partie linguale du trigonide d'une molaire inférieure droite. Les seuls éléments conservés sont le paraconide et le métaconide. Des plans de cassure affectent ces deux cuspides, avec pour le métaconide un très léger déplacement vers l'arrière de sa partie linguale. Les deux tubercules possèdent une section grossièrement triangulaire, avec sur chacun un bombement de la face linguale, plus net toutefois sur le métaconide.

Le paraconide, moins élevé que ce dernier, présente en vue occlusale un volume moindre. En vue linguale, son profil antérieur convexe lui confère une allure redressée. Ce profil correspond à une crête mésio-linguale du paraconide, accompagnant le pincement oblique de la cuspide, lequel déprime légèrement la face mésiale de cette dernière. Depuis le sommet du paraconide, une crête s'abaisse en direction labiale, qui rejoignait la crête mésio-linguale du protoconide ; cette structure reste observable bien que l'émail à cet endroit soit enlevé. Le métaconide apparaît plus acéré en vue linguale : sa face distale est légèrement oblique vers l'avant et l'extérieur sur le plan transversal. Depuis son sommet une crête s'abaisse en direction labiale ; elle rejoignait la crête disto-linguale du protoconide.

L'indentation séparant paraconide et métaconide s'ouvre en V assez profond et large. A l'avant de la dent, en contrebas du paraconide, un gonflement bien distinct en vue linguale correspond à l'aboutissement du bourrelet mésial.

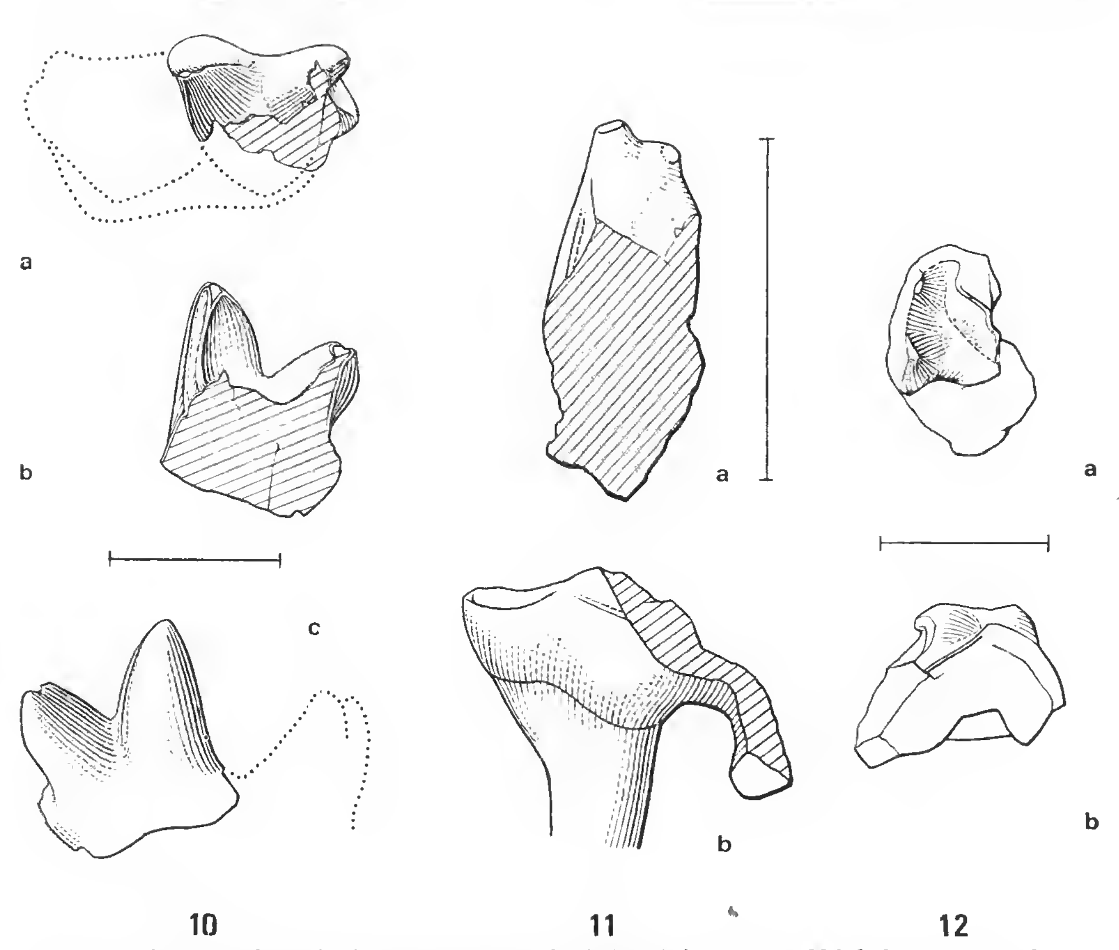


Fig. 10. — LU 5968-4 (didelphidé indét. 3 ou pédiomyidé indét. 2), fragment de M inf. dr. : *a*, vue occlusale ; *b*, vue labiale ; *c*, vue linguale.
Fig. 11. — LU 5968-2 (? didelphidé indét. 1 ?), fragment de M^4 g. (?) : *a*, vue occlusale ; *b*, vue mésiale (?).
Fig. 12. — LU 5968-7 (thérien indét.), fragment de dent : *a*, vue occlusale ; *b*, vue latérale.

3. **Fragments de dents mal identifiables**

LU 5968-2 (fig. 11)

Sur ce débris de dent, l'émail ne subsiste que sur une partie anguleuse de la couronne. A cette région correspond une racine. Au-delà de la zone d'émail conservé, persiste la section irrégulière et basale d'une partie de couronne, dont l'incurvation laisse pressentir l'emplacement d'une autre racine.

En vue occlusale, l'extrémité conservée constitue un petit renflement arrondi sans élévation marquée. Un renflement semblable existe à proximité du premier, sur l'un des bords du fragment. Deux très fines crénelures issues de ces renflements convergent en une crénelure unique, parallèle à l'autre bord de couronne.

Sur le pourtour de la région conservée, l'émail forme un flanc lisse et légèrement bombé. Sa limite inférieure, bien visible d'un côté, s'abaisse en direction médiale pour se relever dans la région interradiculaire.

LU 5968-7 (fig. 12 ; pl. III, 1)

Ce fragment n'apparaîtrait pas comme celui d'une dent s'il ne portait un reste d'émail, dans une région pouvant correspondre à un bord de couronne. Ce bord forme une crête réunissant deux légers renflements cuspidaires. Vers le milieu de la dent la surface d'émail constitue une sorte de vallée dirigée presque perpendiculairement à cette crête. Les parties de ce fragment qui correspondent à un flanc et à une section grossièrement subverticale de la couronne indiquent une hauteur et des dimensions générales sensiblement plus fortes que celles des autres fragments dentaires jusqu'ici considérés, exception faite de LU 31170-1.

4. Fragments d'os dentaires

LU 5968-5 (fig. 13)

Ce fragment d'os dentaire vraisemblablement droit, porte trois alvéoles encore occupés par des racines de dents ; à chaque extrémité de l'os subsiste une partie d'alvéole vide. Le côté labial présente un petit foramen mentonnier. On ne peut savoir s'il s'agit du foramen antérieur ou postérieur.

LU 5968-11 (fig. 14)

Sur cette partie d'hémi-mandibule, deux alvéoles sont conservés entiers, et deux autres partiellement à chaque extrémité.

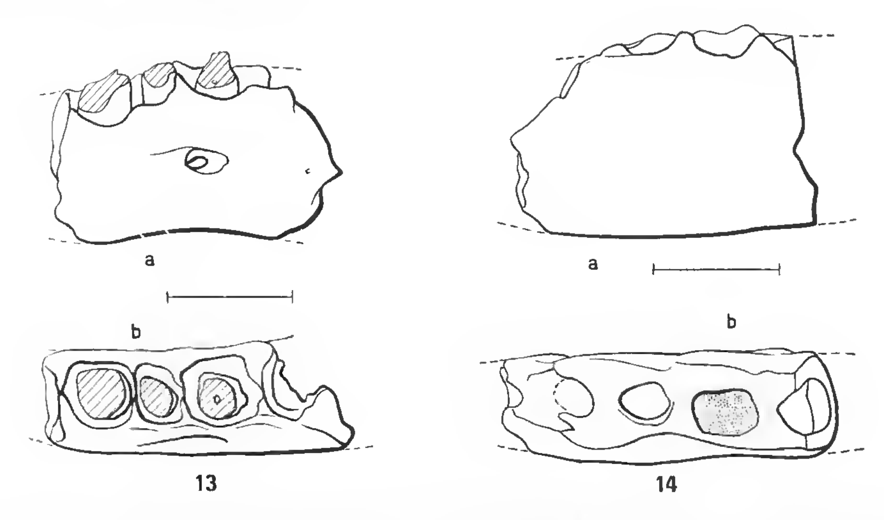


Fig. 13. — LU 5968-5 (*Alphadon austrinum* ou ? pédiomyidé indét. 1), fragment d'os dentaire dr. : *a*, vue labiale ; *b*, vue supérieure.

Fig. 14. — LU 5968-11 (*Alphadon austrinum* ou ? pédiomyidé indét. 1), fragment d'os dentaire : *a*, vue labiale ; *b*, vue supérieure.

III. INTERPRÉTATION, COMPARAISONS ET COMMENTAIRES

A. — Attribution des spécimens a différentes formes

Forme 1 — *Alphadon austrinum* Sigé, 1971 (fig. 3, 4, 6 ; pl. I, 1-3 ; pl. II, 2)

Les fragments de molaires supérieures LU 5968-6, LU 5968-10 et LU 5968-9 présentent des dimensions et une morphologie très compatibles, et correspondent apparemment à la même espèce. Ces dents comportent les éléments labiaux qui caractérisent typiquement les marsupiaux didelphinés (cf. diagnose révisée *in* Clemens, 1966).

LU 5968-6

A cause de la relative étroitesse mésiale du rebord stylaire, de la quasi absence d'échancrure médiane du bord labial et de la forte saillie vers l'avant formée par le parastyle, cette dent est identifiable comme une M^1 ou une M^2.

LU 5968-10

L'absence de saillie du parastyle vers l'avant, la grande largeur du rebord stylaire et la forte échancrure du bord labial de la couronne permettent d'identifier cette dent comme une M^3.

LU 5968-9

La position de la dent sur le maxillaire, la disposition très antérieure du parastyle, l'alignement des cuspides stylaires conservées, et l'absence probable d'échancrure du bord labial, incitent à reconnaître dans cette dent une M^1 ou une M^2.

Ces fossiles peuvent être comparés utilement avec les nombreux restes de didelphidés décrits du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord. L'apport récent le plus important paraît être celui de Clemens (1966) pour la faune de la formation de Lance (Wyoming), d'âge maestrichtien. Provenant de la formation d'Edmonton (Alberta) une autre faune d'âge équivalent a été décrite par Lillegraven (1969). La faune de Bug Creek Anthills (Montana), considérée comme plus récente et représentant le Crétacé ultime, contient également des didelphes (Sloan and Van Valen, 1965). Des terrains plus anciens ont livré des marsupiaux : Fox (1971) a fait connaître ceux de la formation de Milk River (Alberta), du Campanien inférieur. D'autres collections du Crétacé supérieur nord-américain se trouvent, soit étudiées mais non publiées (Sahni, 1968), soit en cours ou en attente d'étude. Il reste enfin à rappeler que les plus anciens documents rapportés à des marsupiaux proviennent de terrains albiens du Texas (Slaughter, 1968 *a* et *b*, 1971).

La morphologie des molaires supérieures ici considérées, de Laguna Umayo, diffère radicalement de celles des glasbiinés (par l'aspect non bulbeux des cuspides), des pédio-

myidés (par le développement accentué du rebord stylaire) et des stagodontidés (par l'importance relativement faible des cuspides labiales). La forme des dents de Laguna Umayo correspond par contre assez bien à celle des molaires supérieures du genre *Alphadon* Simpson, 1927, principal représentant des didelphinés mésozoïques. Cinq espèces de ce genre ont été décrites à ce jour : *A. marshi* Simpson, 1927 ; *A. rhaister* Clemens, 1966 ; *A. lulli* Clemens, 1966 ; *A. wilsoni* Lillegraven, 1969 : *A. creber* Fox, 1971 [1]. Outre les écarts de dimensions, des différences morphologiques significatives opposent ces formes. L'examen direct permet aussi d'apprécier la variabilité morphologique assez grande pouvant exister à l'intérieur d'une même espèce.

Bien qu'en raison de la trop faible quantité du matériel on ne puisse juger de la variabilité chez l'espèce de Laguna Umayo, les molaires supérieures de cette forme apparaissent plutôt comparables à celles des espèces *A. marshi* et *A. lulli*. Elles se distinguent de celles de l'espèce *A. rhaister* par l'aspect non bulbeux, la moindre importance de l'antiparacône et l'antimétacône, et par la position nettement labiale de l'anticône. Elles diffèrent de celles d'*A. wilsoni* par les proportions inverses de l'anticône et de l'antimétacône, ce dernier étant moins développé chez l'espèce *wilsoni*, notamment sur M^3. Chez *A. creber*, rapproché morphologiquement d'*A. wilsoni*, l'anticône manque le plus souvent.

Les dents de Laguna Umayo présentent avec celles de l'espèce *A. marshi* des ressemblances plus évidentes, qui résident dans :
— les rapports du parastyle et de l'antiparacône, différents suivant qu'il s'agit d'une M^1 ou d'une M^3 (cf. description) ;
— le développement relatif des paracône, métacône, et des cuspides stylaires ;
— l'aspect crescentiforme de l'antimétacône ;
— le léger ressaut de la crête labiale entre l'antiparacône et l'anticône, que présentent certaines pièces de la formation de Lance (UC 47497 par exemple) ainsi que LU 5968-10.

Les différences avec *A. marshi* apparaissent de façon plus ou moins nette suivant le matériel consulté. Elles se trouvent essentiellement dans :
— l'épaisseur des cuspides stylaires, sensiblement plus forte chez *A. marshi* ;
— l'aspect anguleux de ces cuspides chez cette dernière espèce ;
— la position relativement plus linguale du paracône par rapport à celle du métacône sur M^3 de *A. marshi* ;
— la pénétration plus profonde, chez cette même espèce, de la vallée séparant paracône et métacône en direction labiale, donnant au rebord stylaire une moindre largeur médiane ;
— la tendance de l'anticône à occuper chez *A. marshi* une position légèrement interne par rapport au bord labial ;
— le décalage, assez fréquent dans cette espèce, de l'anticône vers l'avant par rapport à l'extrémité labiale de la vallée séparant paracône et métacône.

1. Une comparaison directe du matériel de Laguna Umayo a pu être faite avec celui de la formation de Lance (collections de l'University of California [Berkeley] Museum of Paleontology) grâce à des séries de moulages aimablement mises à ma disposition par M. D. E. Russell d'une part, et W. A. Clemens d'autre part.

La comparaison des molaires supérieures de Laguna Umayo avec celles d'*A. lulli* montre une ressemblance dans :
— la largeur du rebord stylaire ;
— la relative faiblesse des cuspides stylaires ;
— la position très labiale de l'anticône.

Les différences apparaissent ici dans :
— le développement relatif des paracône et métacône, le dernier moins élevé que le premier chez *A. lulli* ;
— la faiblesse de l'antimétacône et celle de l'anticône dans cette espèce ;
— le rapprochement de l'anticône et de l'antiparacône.

Le didelphiné sud-américain qui vient de faire l'objet de ces comparaisons présente la morphologie du genre *Alphadon*, et semble pouvoir lui être rapporté. La forme de Laguna Umayo s'oppose aux espèces décrites d'Amérique du Nord par ses dimensions plus faibles, et par la présence simultanée de certains caractères qui ne se trouvent que chez l'une ou l'autre de ces espèces.

Il semble donc que le gisement de Laguna Umayo recèle un représentant de ce genre seulement connu jusqu'ici en Amérique du Nord.

En plus d'*Alphadon*, un autre genre mésozoïque, *Albertatherium*, est actuellement rapporté aux didelphinés (Fox, 1971). Cette forme, connue par une seule espèce, *A. primum*, est décrite du Campanien inférieur de l'Alberta. Elle diffère sensiblement des représentants du genre *Alphadon*, et par conséquent d'*A. austrinum*, par la possession de caractères particuliers, notamment l'élévation relative des structures dentaires, et le grand développement de l'anticône.

LU 5968-8

La simplicité de la dent et le rapprochement apparent de ses deux racines indiquent qu'il pourrait s'agir d'une P^1 ou d'une P^2. Le développement plus continu du bourrelet sur une des faces latérales, et sa présence limitée aux régions mésiale et distale de l'autre face, tendent à faire admettre leur identification comme respectivement linguale et labiale. L'absence apparente d'inclinaisons ou de courbure de la cuspide principale, la relative faiblesse du bourrelet distal et de sa cuspide, l'absence d'indentation postérieure dans le profil latéral de la dent la font reconnaître comme une prémolaire supérieure plutôt qu'inférieure.

Par ses dimensions et sa morphologie, cette prémolaire s'accorde assez bien avec les prémolaires supérieures décrites par Lillegraven (*o. c.*, fig. 14, 2 et 4) chez *Alphadon marshi* de la formation d'Edmonton. La ressemblance de LU 5968-8 est plus évidente avec la P^1. Le bourrelet serait plus accusé labialement chez *A. marshi*, mais présente en vues latérale labiale et linguale un contour également sinueux, et en vue occlusale montre du côté lingual la même angulation postmédiane. La principale différence entre les deux spécimens réside dans le développement pratiquement inexistant des cuspides secondaires mésiale et distale chez *A. marshi*.

En dépit de ces arguments favorables, il semble prudent d'assortir d'un léger doute l'attribution de cette pièce à l'espèce *A. austrinum*.

DIDELPHIDAE Gray, 1821.

DIDELPHINAE Gray, 1821 (Simpson, 1927)

Alphadon Simpson, 1927. (Espèce-type : *Alphadon marshi* Simpson, 1927).

Alphadon austrinum [1] Sigé, 1971

Type. — LU 5968-10, fragment de M^3 gauche (collections de l'Université de Montpellier, Faculté des Sciences).

Hypodigme. — En plus du type, LU 5968-6 et LU 5968-9, fragments de molaires supérieures (collections de l'Université de Montpellier, Faculté des Sciences).

Matériel rapporté. — LU 5968-8, P^1 ou P^2 dr.

Localité-type. — Gisement de Laguna Umayo, département de Puno, Pérou.

Age géologique. — Formation Vilquechico (Crétacé supérieur), Andes du Pérou méridional.

Diagnose. — Petites dimensions ; rebord stylaire large ; faible avancée labiale de la vallée séparant paracône et métacône ; cuspides stylaires relativement faibles, situées sur le bord labial de la couronne, y compris l'anticône (C) ; antiparacône (B) et antimétacône (D) les plus développés.

D'autres éléments du matériel de Laguna Umayo, discutés plus loin, peuvent être rapportés à *Alphadon austrinum*, avec plus ou moins d'incertitude.

Forme 2 — ? Didelphidé indét. 1 (fig. 5 ; pl. I, 4)

LU 4968-1

Cette molaire supérieure très endommagée représente une forme différente de la précédente par ses dimensions plus faibles et par sa morphologie. L'importance comparable des paracône et métacône, la présence d'un rebord stylaire d'une largeur notable et soutenue d'un bord à l'autre confèrent au spécimen le style d'une dent de didelphoïde, plus particulièrement de didelphidé. D'après les proportions des cuspides externes et la forme complétée du bord labial, il pourrait s'agir d'une molaire droite.

Le peu qui subsiste du rebord labial paraît indiquer l'absence ou la grande faiblesse de cuspides stylaires médianes (anticône et antimétacône). Le développement des cuspides semble en effet avoir été limité aux extrémités mésiale et distale du rebord stylaire. Cette morphologie apparaît relativement originale chez un marsupial du Crétacé supérieur. Elle s'écarte de celle des didelphoïdes du Crétacé supérieur décrits à ce jour, et plus encore de celle de leur ancêtre éventuel *Holoclemensia* du Crétacé moyen du Texas (Slaughter, 1968, 1971). Elle peut à la rigueur être rapprochée de celle des espèces d'*Alphadon* à faibles cuspides médianes, et rappelle quelque peu celle de l'euthérien albien *Pappotherium* (Slaugh-

1. Étymologie : du latin *austrinus*, austral, méridional.

TER, 1965, 1971). Les proportions des paracône et métacône, l'absence apparemment totale d'un rebord mésial chez LU 4968-1 rendent par ailleurs les deux formes très dissemblables. Le grand développement du rebord stylaire et l'absence de rebord mésial n'autorisent pas un rapprochement avec les paléoryctidés du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (*Procerberus, Cimolestes, Batodon*).

L'originalité de la forme attestée par LU 4968-1 fait regretter sa mauvaise représentation dans la faunule recueillie.

Forme 3 — ? Pédiomyidé indét. 1 (fig. 8 ; pl. II, 1)

LU 5968-3

Cette molaire inférieure endommagée s'accorderait par ses dimensions absolues avec l'espèce *Alphadon austrinum* du même gisement. Mais la morphologie de la dent ne soutient pas ce rapprochement. L'importante longueur relative de la molaire, et surtout la forte différence de développement transversal entre le trigonide et le talonide constituent des caractères étrangers aux représentants du genre *Alphadon*. Corrélativement, le bord labial de la couronne, en vue occlusale, apparaît ici presque continûment oblique vers l'avant et l'intérieur, sans échancrure médiane marquée. Chez *Alphadon* par contre, le bord labial des molaires a un contour toujours bilobé. Des traits semblables à ceux de LU 5968-3, quoique moins prononcés, s'observent chez les glasbiinés et pédiomyidés du Crétacé supérieur nord-américain. La base conservée du protoconide sur LU 5968-3 indique un pincement antéro-postérieur de cette cuspide qui s'opposerait à l'aspect plus bulbeux des tubercules du genre *Glasbius*, et se rapprocherait par contre de la structure présentée par *Pediomys*. De même, l'absence de cingulum dans la région médiane et distale incite à rapprocher plutôt LU 5968-3 de ce dernier genre. C'est notamment avec les M_1, M_2, et M_3 des pièces rapportées par CLEMENS (*o. c.*) à *Pediomys hatcheri* et *P. elegans* que la comparaison paraît la plus positive.

Forme 4 — Didelphidé 2 (fig. 9 ; pl. II, 3)

LU 4968-2

Sur cette portion de branche horizontale, la M_4 apparaît petite en regard des dimensions des molaires d'*Alphadon austrinum*. La morphologie de la dent se rapproche cependant de celle des arrière-molaires inférieures du genre *Alphadon*, par :
— la longueur et l'étroitesse générale de la couronne ;
— les proportions du trigonide et du talonide, le premier élevé et pincé dans le sens mésio-distal, le second relativement long et étroit ;
— la faiblesse prononcée de l'hypoconide.

LU 4968-2 diffère de la M_4 des glasbiinés par l'absence de réduction marquée de la dent, particulièrement au niveau du talonide. Elle se distingue de celle des pédiomyidés par son étroitesse générale, et la forte différence de hauteur entre le trigonide et le talonide.

D'autre part, la présence sur l'os dentaire, au niveau de la M_4, de l'amorce de la crête ascendante du processus coronoïde, rappelle de façon précise la structure observable sur le fragment dentaire nº 2846 d'*Alphadon marshi* de la formation d'Edmonton, figuré par

Lillegraven (*o. c.* : 34, fig. 15-1). Cette particularité correspond probablement à un vestige juvénile chez les individus considérés.

En dépit de la comptabilité morphologique, et en raison des dimensions très réduites de cette pièce, il ne semble pas possible de rapporter le spécimen LU 4968-2 à l'espèce *Alphadon austrinum*. Son ordre de grandeur correspondrait davantage à celui du fragment de molaire supérieure LU 4968-1 (? didelphidé indét. 1). Dans ce cas, à une morphologie labiale apparemment originale des molaires supérieures correspondrait une structure des molaires inférieures plus banale, proche de celle des didelphinés. La mauvaise qualité et la mauvaise représentativité du matériel ne permettent ni d'écarter définitivement ni de soutenir fermement cette hypothèse. A titre provisoire, la pièce peut être attribuée à une forme indéterminée de didelphidé.

Forme 5 — Didelphidé indét. 3 ou pédiomyidé indét. 2 (fig. 10 ; pl. III, 2)

LU 5968-4

Les dimensions de ce fragment de molaire inférieure permettent une estimation de sa longueur complète, qui devait dépasser sensiblement celle des dents des autres mammifères reconnus dans le gisement, exception faite de *Perutherium* et de la forme représentée par la pièce LU 5968-7. La morphologie du trigonide de LU 5968-4 apparaît assez banale et généralisée, et correspond à celle observée chez certaines espèces d'*Alphadon* ou de *Pediomys*. Il convient de rappeler ici la variabilité existant au sein de ces formes, ainsi que les différences dans les proportions et l'inclinaison des cuspides linguales pour les différentes molaires de la même rangée. La ressemblance est particulièrement nette entre LU 5968-4 et *A. lulli* (appréciable en particulier grâce à la M_2 du spécimen UC 46403). La principale différence réside en l'occurrence dans la plus grande discrétion de l'extrémité du cingulum mésial chez *A. lulli*.

Un type très semblable de région linguale antérieure se retrouve sur les molaires inférieures de *Pediomys hatcheri* : le développement relatif des paraconide et métaconide, leur forme, leur contour et leur inclinaison (en vue linguale) rappellent ceux de LU 5968-4. Cette ressemblance apparaît nettement avec la M_2 du spécimen UC 46881 de la formation de Lance. L'extrémité du cingulum mésial ne constitue pas chez *P. hatcheri* un relief observable en vue linguale comme chez LU 5968-4.

Forme 6 — Thérien indét. (fig. 12 ; pl. III, 1)

LU 5968-7

Ce mauvais fragment de dent suffit à donner l'indication de dimensions plus fortes que celles des autres mammifères recueillis en 1967, mais vraisemblablement inférieures à celles de *Perutherium*. Aucune idée précise de la morphologie d'ensemble ne peut être déduite de la partie de surface occlusale conservée, sinon celle d'une assez grande hauteur relative de la couronne.

Matériel compatible avec les formes reconnues précédemment

LU 5968-2 (? didelphidé indét. 1) (fig. 11)

La disposition des racines par rapport à la portion de couronne conservée indique qu'il s'agit plutôt d'un reste de molaire supérieure. A titre purement hypothétique, on peut envisager qu'il s'agisse de la partie labiale mésiale d'une M^4 gauche. Dans ce cas, il faudrait relever sur LU 5968-2 la quasi absence d'un rebord mésial, structure généralement bien marquée sur la M^4 des métathériens et euthériens du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord. Pour autant que le spécimen LU 4968-1 représente un didelphoïde à molaires supérieures particulières, à rebord mésial réduit ou absent, le fragment LU 5968-2 interprété comme une partie de M^4 pourrait être rapporté à la même forme. Tout cela reste fortement conjectural.

LU 5968-5 et LU 5968-11 (*Alphadon austrinum* ou ? pédiomyidé indét. 1) (fig. 13, 14)

Les proportions de ces deux fragments de mandibules paraissent compatibles avec les dimensions du matériel dentaire considéré sous la rubrique *Alphadon austrinum*. Mais d'après les mêmes critères de taille, ces spécimens pourraient aussi correspondre à une autre pièce dentaire de Laguna Umayo (LU 5968-3 : ? pédiomyidé indét. 1). Les deux fragments apparaissent de dimensions nettement supérieures à celles du spécimen LU 4968-2 (didelphidé indét. 2).

Le spécimen comportant un foramen mentonnier, légèrement plus gracile que l'autre, correspond vraisemblablement à une partie plus antérieure de branche horizontale. Il faut, d'autre part, garder en mémoire la variabilité des proportions de l'os dentaire chez les didelphidés (et didelphoïdes en général) liée notamment aux différences d'âge entre les individus. Ce caractère a été invoqué par Clemens (1966 : 96) pour certains fossiles de la formation de Lance, de même que par von Koenigswald (1970) pour les didelphes de l'Oligo-Miocène d'Europe.

LU 31170-1 (*Perutherium altiplanense* Thaler, 1967) (fig. 7 ; pl. III, 3)

Le spécimen décrit plus haut comme un protocône de molaire supérieure s'accorderait assez bien, par les dimensions et le type de morphologie dont il donne l'indication, avec l'espèce *Perutherium altiplanense*, décrite d'après un fragment d'os dentaire gauche portant les restes de M_1 et M_2, et provenant du même gisement. L'allure du fragment, le relatif gonflement de la cuspide, sa faible hauteur, correspondent en effet à des caractéristiques présentes sur les molaires décrites par Thaler. Comme ces dernières, le fragment de dent supérieure s'accorde manifestement à un type de denture buno-lophodonte caractérisant un herbivore archaïque.

Cette pièce — dans la mesure où son attribution est correcte — a l'avantage d'atténuer considérablement le doute porté sur la nature de *Perutherium* : sa morphologie (et notamment la présence indiquée d'un hypocône) tend à exclure la possibilité qu'il s'agisse d'un marsupial bunodonte (Hoffstetter, 1970*a*, note 6), et à confirmer au contraire l'appartenance au groupe des condylarthres.

Perutherium altiplanense constitue un élément important à l'appui de l'hypothèse émise par Hoffstetter (*o. c.*) d'une différenciation néotropicale des condylarthres, et de la précocité de la radiation australe de ce groupe. *Perutherium* pourrait en outre jouer un rôle évolutif très intéressant, car il représente parmi les condylarthres l'image d'une forme ancestrale d'ongulés lophodontes sud-américains. Les premiers témoins de ces derniers sont connus dès le Paléocène supérieur d'Itaborai et du Rio Chico. L'intérêt de *Perutherium* justifie donc une étude comparative détaillée, prenant en considération les plus anciens condylarthres connus (notamment *Protungulatum*, du Maestrichtien terminal d'Amérique du Nord, et les didolodontidés du Paléocène d'Amérique du Sud). D'ores et déjà, un complément de figuration peut être apporté ici au dossier de ce fossile.

Dimensions

(L : longueur antéro-postérieure ; LT : longueur du trigonide ; l : largeur transversale ; lt : largeur du talonide ; H : hauteur ; e : épaisseur ; les dimensions données entre parenthèses résultent d'une estimation ; les valeurs sont exprimées en mm.)

Alphadon austrinum	LU 5968-6	(M^1 ou M^2)	: L = 1,50
	LU 5968-10	(M^3)	: L = 1,48
	LU 5968-8	(P^1 ou P^2)	: L = 1,30 ; l = 0,80
? Didelphidé indét. 1			
	LU 4968-1	(M sup.)	: L = (1,0)
Didelphidé indét. 2			
	LU 4968-2	(fragment de mandibule)	: H = 0,90 ; e = 0,75
		(M_4)	: L = 0,99 ; LT = 0,42, lt = (0,40)
Didelphidé indét. 3 ou pédiomyidé indét. 2.			
	LU 5968-4	(fragment de M inf.)	: LT = 1,05
? Pédiomyidé indét. 1			
	LU 5968-3	(M inf.)	: L = (1,32) ; lt = 0,98
A. austrinum ou ? pédiomyidé indét. 1			
	LU 5968-5	(fragment de mandibule)	: H = 1,40 ; e = 0,73
	LU 5968-11	(fragment de mandibule)	: H = 1,55 ; e = 0,76

B. — Rapports des marsupiaux de Laguna Umayo avec ceux des premières faunes tertiaires d'Amérique du Sud

Il paraît justifié de tenter une comparaison entre la faunule du Crétacé supérieur de Laguna Umayo et les plus anciennes faunes tertiaires jusqu'ici connues d'Amérique du Sud. Deux ensembles fauniques rapportés au Paléocène supérieur, celui d'Itaborai au Brésil, et celui du Riochiquien de Patagonie, comportent en effet des éléments intéressants en considération des groupes représentés dans le gisement crétacé péruvien. Des spécimens intéressants au même titre se trouvent dans la faune du Casamayorien de Patagonie (Éocène inférieur).

De très nombreux didelphidés ont été décrits du gisement de San José de Itaborai (Simpson, 1947 ; Paula Couto, 1952, 1962). La liste en est la suivante :

(1) *Eobrasilia coutoi* Simpson, 1947
(2) *Ischyrodidelphis castellanosi* Paula Couto, 1952
(3) *Protodidelphis vanzolinii* Paula Couto, 1952
(4) *Didelphopsis cabrerai* Paula Couto, 1952
(5) *Mirandatherium alipioi* Paula Couto, 1952
(6) *Derorhynchus singularis* Paula Couto, 1952
(7) *Guggenheimia brasiliensis* Paula Couto, 1952
(8) *Schaefferia fluminensis* Paula Couto, 1952
(9) *Gaylordia macrocynodonta* Paula Couto, 1952
(10) *Monodelphopsis travassosi* Paula Couto, 1952
(11) *Marmosopsis juradoi* Paula Couto, 1962
(12) *Xenodelphis doelloi* Paula Couto, 1962
(13) *Minusculodelphis minimus* Paula Couto, 1962
(14) Didelphidae *incertae sedis* (I)
(15) Didelphidae *incertae sedis* (II)
(16) Didelphidae *incertae sedis* (III)
(17) Didelphidae *incertae sedis* (IV)

Cette profusion de formes repose sur un matériel réduit en quantité, et passablement fragmentaire : les espèces 1, 7, 12, 14, 15, 16, sont attestées par un seul spécimen, les espèces 6, 13 et 17 par deux spécimens ; l'hypodigme atteint ou dépasse la dizaine de pièces pour trois espèces seulement (3, 5 et 11). Plusieurs formes (5, 6, 7, 8, 15, 17) ne sont connues que par des éléments de rangées inférieures. D'autre part, les détails de morphologie dentaire n'apparaissent pas avec assez de précision sur les figures qui accompagnent les descriptions, et *Xenodelphis doelloi* est décrit sans figuration. Ces facteurs restreignent sensiblement la possibilité et la portée des comparaisons.

Les didelphidés d'Itaborai constituent un ensemble varié, comportant des animaux de dimensions très petites, moyennes ou robustes. Plusieurs présentent une morphologie dentaire généralisée, sans particularités évidentes (*Didelphopsis*, *Mirandatherium*, *Derorhynchus*, *Guggenheimia*, *Schaefferia*, *Gaylordia*, *Monodelphopsis*, *Marmosopsis*, *Minusculodelphis*, Didelphidae *incertae sedis* (I), (III), (IV)). Différentes tendances se manifestent cependant au sein de ces formes : tendance à la longirostrie, avec un espacement plus ou moins accusé des dents antérieures (*Derorhynchus*, *Marmosopsis*) ; tendance à la brévirostrie, avec net resserrement de la rangée dentaire (*Guggenheimia*) ; tendance à une relative bunodontie (*Guggenheimia*, *Schaefferia*, *Mirandatherium*). Pour Clemens (1966 : 21), les marsupiaux de ce groupe présentent de nettes affinités avec les didelphinés du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, en l'occurrence les espèces du genre *Alphadon*.

D'autres didelphidés d'Itaborai montrent des caractères plus originaux :

— La dent décrite comme une P_3 de Didelphidae *incertae sedis* (II) a comme particularité surprenante d'être molariforme, c'est-à-dire pourvue d'un trigonide différencié et d'un talonide rudimentaire.

— La principale originalité de *Xenodelphis* (dimensions plus importantes de M_4 par rapport aux autres molaires) n'est malheureusement attestée que par les alvéoles dentaires du type et unique spécimen. La position de cette M_4, interne en regard du processus coronoïde, ne constitue pas une caractéristique exceptionnelle, et reproduit la disposition

observée sur certains spécimens de didelphinés mésozoïques (cf. *ante* p. 392). Ce caractère pourrait éventuellement correspondre à un stade juvénile des individus.

— Les genres *Eobrasilia* et *Ischyrodidelphis* sont respectivement considérés par SIMPSON (1947) et PAULA COUTO (1962) comme des didelphidés, et même, par CLEMENS (*o. c.* : 20-22), comme des éléments de l'ensemble des didelphinés d'Itaborai. Ces différents auteurs, cependant, soulignent chez ces animaux des caractéristiques qui pourraient être attendues chez des borhyénidés primitifs, ou tout au moins, chez des membres ou des descendants du groupe ancestral des borhyénidés. Il convient à ce propos de rappeler la présence de borhyénidés vrais dans la faune d'Itaborai (PAULA COUTO, 1952, 1961), ainsi que dans la faune du Riochiquien d'Argentine (SIMPSON, 1948).

— Pour CLEMENS (*o. c.* : 20), les molaires supérieures du genre *Protodidelphis* paraissent comparables à celles de la plus grande espèce d'*Alphadon* (*A. rhaister*). Cependant, les couronnes très arrondies de ces dents, la forme bulbeuse, le peu d'élévation et les proportions des cuspides, évoquent fortement les fossiles de la formation de Lance attribués par CLEMENS au genre *Glasbius*, représentant du groupe particulier des Glasbiinae. Quelques différences de détail se font jour, cependant, notamment dans les proportions de M_4, moins réduite chez *Protodidelphis* que chez *Glasbius*. La comparaison directe des deux groupes apparaît très souhaitable : elle pourrait entraîner une contestation de l'hypothèse adoptée par CLEMENS (*o. c.* : 33), suivant laquelle les glasbiinés représentent un rameau sans descendance cénozoïque, ainsi que de l'hypothèse plus générale suivant laquelle les rameaux métathériens à tendance bunodonte n'auraient jamais connu une grande extension chronologique et géographique.

Aucun didelphidé n'a pu être déterminé avec certitude dans la faune du Riochiquien de Patagonie. Différentes formes provenant du Casamayorien de la même région sont par contre recensées par SIMPSON (1948, 1967), à partir d'un matériel très réduit. Rien ne peut être raisonnablement avancé à propos d'*Ideodelphys* Ameghino, dont les dents restent inconnues. *Coöna* apparaît plutôt à SIMPSON, entre différentes hypothèses, comme le témoin d'un phylum mineur sans descendance connue, issu d'un stock didelphoïde généralisé. Celui-ci, pour CLEMENS (1966 : 21), pourrait être représenté par le groupe des didelphinés d'Itaborai à morphologie dentaire de type commun. La molaire inférieure A.M.N.H. 28410 (Didelphidae *incertae sedis*), de structure plutôt banale, atteste seulement la présence d'un autre didelphidé, peut-être un didelphiné, dans cette faune casamayorienne.

CLEMENS (1966 : 34) a proposé d'abaisser au rang de sous-famille, et de ranger à l'intérieur des Didelphidae, le groupe (précédemment Caroloameghiniidae) représenté par le seul genre *Caroloameghinia* Ameghino, de la faune du Casamayorien. Les ressemblances de ce genre avec le didelphidé mésozoïque nord-américain *Glasbius* paraissent à CLEMENS (1966, 1968) le résultat d'une convergence de deux rameaux à tendance bunodonte. Cette hypothèse mériterait certainement d'être reconsidérée, toujours dans le cadre d'une étude des relations de *Glasbius* avec les didelphidés bunodontes du Tertiaire sud-américain.

Il est à remarquer l'absence, au sein des faunes riochiquiennes et casamayoriennes, de formes évoquant de façon précise et prioritaire les pédiomyidés. Le seul genre pouvant être envisagé dans ce sens serait *Mirandatherium*, dont les molaires inférieures présentent un talonide sensiblement élargi par rapport au trigonide. CLEMENS (*o. c.* : 54-55) a relevé de bons arguments pour que ce groupe des pédiomyidés, jusqu'ici restreint au Crétacé supérieur nord-américain, interprété naguère comme le tronc ancestral des didelphidés

tertiaires et modernes, soit désormais considéré comme un rameau sans descendance cénozoïque, séparé précocement du stock ancien, et qu'il soit élevé au rang de famille dans la classification.

Parmi les didelphes [1] de Laguna Umayo, ce sont évidemment les animaux proches du type didelphiné qui manifestent le plus d'affinités avec les éléments du Tertiaire ancien sud-américain. *Alphadon austrinum* présente une morphologie des molaires supérieures généralisée, très semblable à celles du genre *Didelphopsis* et du Didelphidé *incertae sedis* (I) d'Itaborai. Par extension, les affinités de l'*Alphadon* péruvien, de même que celles des *Alphadon* du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Clemens, *o. c.* : 21), vont au groupe des didelphidés d'Itaborai à morphologie dentaire de type commun. *A. austrinum* apparaît ainsi comme un élément du groupe souche d'un ensemble de genres paléocènes sud-américains et de leur descendance. Cette hypothèse reprend, dans celle avancée par Clemens, le rôle ancestral privilégié des didelphinés mésozoïques. Bien qu'il ne s'agisse pas de documents décisifs, il existe une certaine probabilité pour que les spécimens LU 5968-4 et LU 4968-2 attestent la présence à Laguna Umayo d'autres didelphinés qu'*A. austrinum*. Ce fait, restant à confirmer, serait interprétable comme le témoignage d'une diversification déjà avancée du groupe didelphiné sur le continent sud-américain, et par suite de son ancienneté néotropicale.

La molaire inférieure LU 5968-3 fournit des indications plus négatives que positives. Cette pièce n'a d'affinités évidentes avec aucun des didelphidés du Tertiaire ancien d'Itaborai ou de Patagonie, sauf, dans une faible mesure, avec *Mirandatherium*. La posssibilité d'une appartenance aux didelphinés paraît écartée, mais le rattachement aux pédiomyidés n'est pas indiqué avec certitude. Les caractères diagnosiques de ce groupe résident en effet dans la partie labiale des molaires supérieures. Le spécimen considéré suggère toutefois, de préférence à toute autre hypothèse, la présence des pédiomyidés sur le continent sud-américain au Crétacé supérieur. Une telle éventualité paraît d'ailleurs acceptable, en considération de l'ancienneté de ce rameau, de sa coexistence nord-américaine avec les didelphinés, et de l'indication d'une certaine ancienneté du peuplement métathérien néotropical. L'extension mésozoïque des pédiomyidés à la Néogée, si elle était vérifiée, poserait toutefois un problème. Pourquoi un tel groupe, diversifié dans le Crétacé supérieur nord-américain en présence d'autres didelphes, de multituberculés, et de placentaires, n'aurait-il pas eu de descendants cénozoïques sur un continent aussi favorable à la radiation marsupiale que l'a été l'Amérique du Sud ?

Un autre spécimen de Laguna Umayo (LU 4968-1, ? didelphidé indét. 1) apparaît plus étranger encore à l'ensemble des didelphidés du Paléocène et de l'Éocène inférieur d'Amérique du Sud. Il s'agit malheureusement d'une pièce très fragmentaire. La largeur du rebord stylaire exclut une parenté de l'animal avec les pédiomyidés, mais l'absence apparente de cuspides stylaires médianes (C et D) exclut par ailleurs l'appartenance aux didelphinés. A vrai dire, la comparaison la plus positive de ce fragment avec une forme tertiaire sud-américaine se fait en dehors des Didelphidae, en dehors même des Didelphoidea. Le borhyénidé *Patene* Simpson, du Tertiaire ancien d'Itaborai (Paula Couto, 1952, 1961) et de Patagonie (Simpson, 1948), possède des molaires supérieures pourvues, comme LU 4968-1, d'un paracône et d'un métacône relativement importants, d'un rebord stylaire large, à courbure

1. Dans le présent travail, le sens du substantif didelphe correspond à celui de Didelphoidea.

amplement concave vers l'extérieur, et sans cuspides labiales développées. Le spécimen LU 4968-1 représente-t-il dans le Crétacé supérieur du Pérou un rameau didelphoïde particulier, éventuellement souche ou proche du groupe souche des borhyénidés ? A cette question, et à beaucoup d'autres, viendront répondre les documents recueillis à l'avenir dans le Crétacé continental d'Amérique du Sud.

CONCLUSIONS

A. — Apport de la faunule de Laguna Umayo

La documentation disponible sur les didelphoïdes de Laguna Umayo permet de dégager les éléments suivants, exposés pour l'essentiel dans une note récente (Sigé, 1971).

1. La diversité de la faunule marsupiale du gisement péruvien s'exprime au niveau générique, et vraisemblablement sous-familial et familial. Conjointement à des didelphinés comme *Alphadon austrinum*, se trouvent des témoins possibles de la famille des pédiomyidés, et d'un autre rameau particulier, attribué dans le doute aux Didelphidae (LU 4968-1). Une telle diversité n'est apparue qu'au cours de l'étude détaillée du matériel, et a contredit la première apparence de relative homogénéité de la faune (Sigé, 1968). Cette diversité ne concorde pas avec ce que les études récentes les plus documentées (Clemens, 1968, 1971) pouvaient laisser attendre du peuplement antétertiaire de l'Amérique du Sud. Elle révèle donc, d'une façon inattendue pour les tenants des conceptions classiques, que la radiation marsupiale mise d'abord en évidence dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord s'est déroulée également dans la Néogée. Les didelphes de Laguna Umayo fournissent ainsi, pour le moins, le témoignage d'une ancienneté mésozoïque des Metatheria en Amérique du Sud.

Les didelphes de Laguna Umayo confirment donc les intuitions de ceux qui ont *sérieusement* envisagé une présence antétertiaire du groupe dans la Néogée (Paula Couto, 1962 : 136 ; Clemens, 1966 : 21-22). Bien que leur présomption restât dans l'optique restrictive d'une immigration au Crétacé supérieur, ces auteurs s'écartaient de la conception plus classique d'une arrivée des marsupiaux au début du Tertiaire, au sein d'une strate faunique primitive venue d'Amérique du Nord (cf. Simpson, nombreux travaux, notamment 1961, 1965). Mais le degré de diversité des didelphes du gisement péruvien paraît devoir impliquer l'abandon d'une conception monophylétique des didelphoïdes (et *a fortiori* des marsupiaux) tertiaires néotropicaux, telle qu'elle était encore récemment admise (Clemens, 1966 : 23, 1968 : 13, 1971 : 175 ; Patterson et Pascual, 1968 : 419).

2. C'est plutôt à la faune du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, qu'à celle du Tertiaire inférieur du Brésil et de Patagonie, que va la ressemblance générale de la faunule des didelphes de Laguna Umayo. Cette ressemblance tient à deux points principaux :
— la présence à Laguna Umayo de plusieurs éléments de type morphologique didelphiné généralisé et, en particulier, d'une forme parfaitement référable au genre *Alphadon* ;
— l'existence, dans la faune, d'un animal présentant de grandes affinités avec les pédiomyidés.

Ces arguments conduisent à relever l'apparence d'une certaine identité de peuplement marsupial panaméricain au Crétacé supérieur. Cette communauté de peuplement s'exprime au niveau familial, sous-familial et générique.

3. La faunule des didelphes de Laguna Umayo comporte un élément apparemment original (LU 4968-1, ? didelphidé indét. 1) qui suggère la possibilité d'une différenciation, pendant le Crétacé supérieur, de rameaux particuliers à l'Amérique du Sud. Il importe donc d'associer à la notion de relative identité du peuplement marsupial panaméricain, soulignée plus haut, la nuance d'une certaine originalité de faune néotropicale pouvant se manifester dès le Crétacé supérieur.

D'un autre côté, les affinités morphologiques, sinon phylogéniques, qui apparaissent entre *Glasbius*, didelphidé bunodonte du Crétacé supérieur nord-américain, et certaines formes du Tertiaire inférieur sud-américain (*Caroloameghinia*, et surtout *Protodidelphis*) incitent à soupçonner que la non-représentation de didelphes à tendance bunodonte dans la faune de Laguna Umayo correspond plutôt à une lacune dans la documentation actuelle. Aucun élément de la faune tertiaire néotropicale ne permet semblable hypothèse à propos des stagodontidés. Toutefois, les données paléontologiques sont trop insuffisantes pour que l'on puisse conclure à une extension strictement néarctique de ce rameau, de différenciation ancienne, représenté par deux genres (*Eodelphis* et *Didelphodon*), et sans descendance cénozoïque connue.

4. Il y a lieu de remarquer enfin que l'importante radiation paléocène des marsupiaux néotropicaux semble avoir pris le relais d'une radiation antérieure, qui se serait déroulée dans une vaste aire continentale incluant la Néogée.

Le succès des marsupiaux sud-américains, très diversifiés dès la fin du Paléocène, est à comparer au grand appauvrissement, à la même époque, de la faune métathérienne néarctique (où ne subsiste qu'un rameau, celui des didelphinés, représenté par les deux genres *Peradectes* et *Thylacodon*, descendants présumés d'*Alphadon*). Cet appauvrissement coïncide d'ailleurs avec la radiation ordinale majeure des placentaires, telle qu'elle apparaît clairement dans la récente analyse de Sloan (1969).

La différenciation autochtone des didelphes et plus généralement des marsupiaux sud-américains, favorisée par l'absence d'euthériens prédateurs ou concurrents, a pu commencer avec l'isolement géographique de la Néogée. Une barrière marine importante est généralement admise entre les deux sous-continents pour le Crétacé supérieur et le Paléocène. Si la faunule étudiée suggère au Crétacé supérieur une relative communauté de peuplement marsupial panaméricain, cela ne doit pas entraîner la conception d'une connexion terrestre strictement contemporaine entre le sud et le nord : la faune australe pouvait être déjà coupée de la faune nordique au moment dont l'assemblage faunique de Laguna Umayo porte témoignage.

B. — Commentaire paléobiogéographique

La faunule des didelphoïdes de Laguna Umayo soutient, partiellement, l'hypothèse d'une vaste distribution crétacique des marsupiaux, dans une aire continentale comprenant les Amériques, l'Antarctide et l'Australie (Hoffstetter, 1970*b*). Cette conception renon-

velle l'explication de la distribution cénozoïque et récente des marsupiaux, en prenant en considération les éléments relatifs d'une part à la paléogéographie, d'autre part à l'anatomie, la paléontologie et la parasitologie de ce groupe. Elle tient compte, par ailleurs, de ce que l'histoire marsupiale est exclusive, dans une large mesure, de celle des placentaires. Au problème paléobiogéographique lié à la dichotomie métathériens-euthériens, la théorie de la bipolarité des faunes mammaliennes émise par Rütimeyer (1867), soutenue ultérieurement par quelques auteurs (Scott, 1896, 1928 ; Lavocat, 1955), fournissait une solution de même nature en suggérant pour les marsupiaux l'idée d'un berceau antarctique, opposé au berceau arctique des placentaires. Dans l'ensemble, les théories à tendance « australiciste » se séparent des idées « classiques » à propos de l'aire de différenciation et de dispersion des métathériens, alors qu'elles s'accordent sur celle envisagée pour les euthériens, généralement admise comme paléarctique.

Dès lors que l'on admet l'ancienneté préalbienne des marsupiaux (*fide* Slaughter, 1962, 1971) et que l'on adopte à leur sujet l'hypothèse d'une vaste aire de répartition mésozoïque, il devient gênant d'en soustraire l'Afrique, sur la seule foi des évidences paléontologiques... qui se ramènent à l'absence complète de documentation mammalienne pour l'ensemble Crétacé et Paléocène. (Il est de tradition, à ce stade, d'invoquer l'absence de marsupiaux africains actuels et — pour ce que l'on en sait — tertiaires : mais les didelphes ont bien su disparaître au début du Néogène des faunes nord-américaine et européenne.) Cox (1971) a clairement exposé les arguments qui suggèrent la présence de marsupiaux dans le continent africain ; cela reste toutefois pour cet auteur dans l'hypothèse limitative d'un passage vers l'Australie, depuis l'Amérique du Sud et, par delà, depuis « l'aire initiale » nord-américaine.

Finalement, l'étendue terrestre que l'on peut envisager pour la répartition ancienne des marsupiaux dès le Crétacé supérieur (indépendamment de l'aire de différenciation proprement dite) correspondrait à une grande partie du continent de Gondwana (Amérique du Sud, Afrique ?, Antarctide, Australie) augmentée de l'Amérique du Nord. Cette conception d'une large distribution à dominance australe des métathériens mésozoïques, n'excluant au fond que le domaine paléarctique [1], s'accorde plus simplement avec la distribution des représentants tertiaires et actuels. Elle diffère radicalement de celle soutenue jusqu'à ces dernières années par les paléontologues américains. Clemens (1970 : 379) admet pourtant qu'à la fin du Jurassique et au début du Crétacé les grands groupes différenciés de mammifères devaient avoir de vastes extensions géographiques. Il constate par ailleurs l'ancienneté de la divergence marsupiaux-placentaires, et prend en considération l'idée défendue par Lillegraven (1969) du caractère métathérien des ancêtres communs des deux groupes. Il continue cependant à considérer les marsupiaux comme un groupe endémique nord-américain, et à tenir pour allochtones les métathériens néotropicaux et australiens.

1. Cette exclusion repose principalement sur l'évidence négative fournie par la faune mammalienne du Crétacé supérieur et du Tertiaire ancien d'Asie. Cette lacune faunique est généralement considérée comme significative, mais il se trouve quelques auteurs pour la négliger (Jardine and McKenzie, 1972). L'extension à la seule Europe de l'aire mésozoïque marsupiale reste envisageable ; cependant la documentation mammalienne pour le Crétacé supérieur réside encore dans les nombreux gisements potentiels des régions de l'Europe méridionale... Le moment d'arrivée des marsupiaux dans l'Ancien Monde demande de toutes façons à être précisé, puisque la présence de didelphidés dans le Paléocène, bien que très vraisemblable, demeure douteuse (Russell, 1964).

Certaines théories très récemment émises s'inscrivent tout à fait à l'opposé de ces conceptions. THENIUS (1971) admet un peuplement marsupial mésozoïque de type gondwanien. Il reconnaît la difficulté de savoir si le centre d'origine des métathériens se situait en Amérique du Sud, en Afrique ou dans le continent antarctique. Mais il conçoit explicitement le peuplement marsupial de l'Amérique du Nord comme résultant d'une dispersion depuis l'Amérique du Sud.

Pour FOODEN (1972), les métathériens étaient avec les prototheriens les groupes mammaliens dominants dans la Pangée avant que des blocs continentaux ne se séparent définitivement de celle-ci. Dans cette optique, le peuplement australien résulterait d'un isolement faunique très ancien, réalisé à un stade antérieur à la différenciation des euthériens. Le peuplement sud-américain résulterait semblablement de l'isolement d'un ensemble de métathériens et d'euthériens primitifs, coupés plus tardivement du reste de la faune mondiale. Logiquement, d'après cette hypothèse, des marsupiaux pourraient être attendus non seulement dans le Mésozoïque et éventuellement le Tertiaire de l'Antarctide, de l'Afrique et de l'Inde, mais en fait dans le Mésozoïque continental de toute la Pangée. Bien que très séduisante comme explication de l'origine des faunes mammaliennes relictes de l'hémisphère austral, l'hypothèse de FOODEN comporte quelques sérieux inconvénients. Il n'y a pas en effet d'évidence paléontologique que les marsupiaux aient été si précocement différenciés, ni si précocement différenciés par rapport aux placentaires. D'autre part, pour un groupe « pangéique » si ancien, il faudrait une explication plausible de sa non-représentation dans les faunes du Crétacé et du Paléocène d'Asie.

Il est remarquable que les différentes conceptions qui se font jour actuellement sur cette question soient induites par le renouvellement des informations paléogéographiques, alors que dans le même temps la documentation paléontologique du problème reste pratiquement stationnaire. Les différentes explications récemment proposées ont en commun l'idée dominante d'une très vaste répartition mésozoïque des marsupiaux, intéressant la plupart des continents austraux et certains des continents arctiques. Mais faut-il rappeler que l'on ne sait encore absolument rien des peuplements mammaliens réels du Mésozoïque supérieur et du Paléocène de l'Afrique, de l'Australie, de l'Inde et de l'Antarctide, pratiquement rien du Mésozoïque supérieur d'Europe, et que le voile de l'ignorance n'est qu'à peine déchiré pour le Mésozoïque supérieur d'Amérique du Sud ?

Remerciements

L'auteur exprime sa gratitude à ceux qui ont contribué à la réalisation de cette étude, l'ont facilitée, encouragée, enrichie de leurs critiques et conseils.

Le séjour sur le terrain à l'Hacienda Umayo a pu avoir lieu, lors de l'été 1967, dans le cadre des RCP 127 (Paléobiologie continentale) et 132 (Cordillère des Andes) du CNRS. Des concours indispensables ont été apportés à cette mission par la Comisión Carta Geologica Nacional del Perú (Cr. E. BELLIDO BRAVO), par la Prefectura del Departamento Puno (Sr L. MIRANDA TERRAZAS), par la Cia. Petrolera Fiscal (Lima), l'Universidad Nacional San Agustin de Arequipa (Dr A. PARODI, Dr O. ALCAZAR), les Prs M. MATTAUER (Université de Montpellier) et O. DOLLFUS (Institut d'Études andines) et la mission géologique ORSTOM à Lima (MM. et Mmes MÉGARD, DALMEYRAC, MAROCCO, LAUBACHER). Le géo-

logue coopérant J. Placet et le Dr J. Ortiz Peralta ont participé au travail sur le terrain, et la mission a bénéficié de l'accueil sympathique du Sr E. Ortiz Avila et des habitants de l'Hacienda Umayo, notamment de son majordome Castillo. Le tri, au laboratoire, du résidu fin qui a livré la plupart des dents de marsupiaux, a été effectué par M. J. Revert.

L'étude a été facilitée par les moulages mis à ma disposition par MM. D. E. Russell (Muséum, Paris) et W. A. Clemens (Berkeley University). Le manuscrit a bénéficié des lectures encourageantes de MM. R. Hoffstetter et D. E. Russell. L'intérêt manifesté par les Prs R. Pascual (Museo de La Plata), L. Thaler, E. Heintz, a donné lieu à d'enrichissantes discussions à propos des fossiles ou des hypothèses considérées dans le cadre de ce travail. MM. R. Simon (Arcueil) et J. Martin (Montpellier) sont venus à bout d'un travail photographique particulièrement délicat. Une suggestion de M. J.-L. Hartenberger est à l'origine de la reconstitution photographique d'une molaire de *Perutherium*. Les dessins au trait sont dus à M. R. Remy et M. C. Pondeville.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Branisa, L., L. Grambast et R. Hoffstetter, 1969. — Quelques précisions nouvelles, d'après les Charophytes, sur l'âge du groupe Puca (Crétacé — Paléogène, Bolivie). *C. r. Soc. géol. Fr.*, **8** : 321-322.

Clemens, W. A., 1966. — Fossil Mammals of the Type Lance Formation Wyoming. Part II. Marsupialia. *Univ. Calif. Publs. Geol. Sci.*, **62**, 122 p., 77 fig.

— 1968. — Origin and early Evolution of Marsupials. *Evolution*, **22** (1) : 1-18, 5 fig.

— 1970. — Mesozoic Mammalian Evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1** : 357-390, 10 fig.

— 1971. — Mammalian evolution in the Cretaceous. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **50** (suppl. 1) : 165-180, 3 fig.

Cox, B. C., 1970. — Migrating Marsupials and Drifting Continents. *Nature*, **226** : 767-770, 2 fig.

Fooden, J., 1972. — Breakup of Pangaea and isolation of Relict Mammals in Australia, South America, and Madagascar. *Science*, **175** (4024) : 894-898, 1 fig.

Fox, R. C., 1971. — Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canada. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **50** (Suppl. 1) : 145-164, 6 pl.

Grambast, L., M. Martinez, M. Mattauer et L. Thaler, 1967. — *Perutherium altiplanense*, nov. gen., nov. sp., premier mammifère mésozoïque d'Amérique du Sud. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **264** : 707-710, 7 fig., 1 pl.

Hoffstetter, R., 1970*a*. — Radiation initiale des Mammifères Placentaires et Biogéographie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **270** : 3027-3030.

— 1970*b*. — L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **271** : 388-391, 1 fig.

Jardine, N., et D. McKenzie, 1972. — Continental Drift and the Dispersal and Evolution of Organisms. *Nature*, **235** (5332) : 20-24, 5 fig.

Kielan-Jaworowska, Z., 1968. — Preliminary data on the Upper Cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak, Gobi Desert. *Polska Akad. Nauk. Zaklad Paleozool.*, **19** : 171-191, 4 fig., pl. 22-27.

Kœnigswald, W. von, 1970. — *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. *Abh. bayer. Akad. Wiss. Math.-Natur. Kl.*, **144**, 79 p., 63 fig., 1 pl.

Lavocat, R., 1955. — Origine et répartition primitive des Mammifères tertiaires. *Mammalia*, **19** (2) : 302-308.

Lillegraven, J. A., 1969. — Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial — placental dichotomy in mammalian evolution. *Univ. Kansas Pal. Contrib.*, **50** (Vertebrata 12), 122 p., 53 fig.

McKenna, M. C., 1969. — The origin and early differenciation of therian mammals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **167** (1) : 217-240, 4 fig.

Patterson, B., and R. Pascual, 1968. — Evolution of mammals on southern continents. V. The Fossil mammal fauna of South America. *Quart. Rev. Biol.*, **48** (4) : 409-451, 13 fig.

Paula Couto, C. de, 1952. — Fossil Mammals from the Beginning of the cenozoic in Brazil. Marsupialia : Didelphidae. *Am. Mus. Novit.*, nº 1567, 26 p., 7 fig.

— 1961. — Marsupiais Fosseis do Paleoceno do Brasil. *An. Acad. Bras. Ciên.*, **33** (3-4) : 321-333, 12 fig.

— 1962. — Didelfideos fosiles del Paleoceno de Brasil. *Rev. Mus. argent. Cienc. nat.* (Zool.), **8** (12) : 135-166, 14 fig.

PECK, R. E., and C. REKER, 1947. — Cretaceous and Lower Cenozoic Charophyta from Peru. *Am. Mus. Novit.*, nº 1369, 6 p., 1 pl.

RIVERA, R., 1956. — Amérique Latine, Perù. Lexique stratigraphique international, **5** (5*b*), CNRS, Paris.

RUSSELL, D. E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Hist. nat., Paris*, sér. C, **13**, 324 p., 73 fig., 16 pl.

RÜTIMEYER, L., 1867. — Ueber die Herkunft unserer Thierwelt. Eine Zoogeographische Skizze. H. Georg., Basel-Genf., 57 p., 1 carte.

SAHNI, A., 1968. — The vertebrate fauna of the Judith River Formation, Montana. Ph. D. Dissertation Univ. Minnesota, 241 p. (*non publié*).

SCOTT, W. B., 1896. — Antarctica Palaeontology. *Science*, **3** (61) : 307-310.

— 1928. — The Origin of the Mammalian Faunas of North and South America. *Palaeobiologica*, **1** : 253-262.

SIGÉ, B., 1968. — Dents de Micromammifères et fragments de coquilles d'œufs de Dinosauriens dans la faune de Vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **267** : 1495-1498.

— 1971. — Les Didelphoidea de Laguna Umayo (formation Vilquechico, Crétacé supérieur, Pérou), et le peuplement marsupial d'Amérique du Sud. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **273** : 2479-2481, 2 fig.

SIMPSON, G. G., 1927. — Mesozoic Mammalia. VIII : Genera of Lance mammals other than multituberculates. *Amer. J. Sci.*, (5) **14** : 121-130.

— 1947. — A new Eocene Marsupial from Brazil. *Am. Mus. Novit.*, nº 1357, 7 p., 2 fig.

— 1948. — The Beginning of the Age of mammals in South America. Part I. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **91** (1), 232 p., 80 fig., pl. 2-19.

— 1961. — La evolution de los mammiferos sudamericanos. *Estudios geologicos*, **17** (1) : 49-58.

— 1965. — The Geography of Evolution. Chilton Bk Co., Philadelphia.

— 1967. — The Beginning of the Age of mammals in South America. Part II. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **137**, 259 p., 54 fig., 46 pl.

— 1971. — Mesozoic mammals revisited. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **50** (suppl. 1) : 181-198.

SLAUGHTER, B. H., 1965. — A therian from the Lower Cretaceous (Albian) of Texas. *Postilla*, **93** : 1-18.

— 1968. — Earliest Known Marsupials. *Science*, **162** (3850) : 254-255, fig. A-G.

— 1968. — *Holoclemensia* instead of *Clemensia*. *Science*, **162** (3859) : 1306.

— 1971. — Mid-Cretaceous (Albian) therians of the Butler Farm local fauna, Texas. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **50** (suppl. 1) : 131-143, 1 fig., 10 pl.

SLOAN, R. E., 1969. — Cretaceous and Paleocene Terrestrial Communities of Western North America. *Proc. North. Am. Pal. Conv.* : 427-453, 8 fig.

SLOAN, R. E., et L. VAN VALEN, 1965. — Cretaceous mammals from Montana. *Science*, **148** (3667) : 220-227, 6 fig.

THENIUS, E., 1971. — Zum gegenwärtigen Verbreitungsbild der Säugetiere und seiner Deutung in erdgeschichtlicher Sich. *Natur u. Mus.*, **101** (5) : 185-196, 5 fig.

Manuscrit déposé le 20 avril 1972.

N. B. — L'étude de A. SAHNI, parue pendant l'impression du présent ménoire (*Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **147** (6) : 323-412, 15 t-pl.) ajoute deux espèces d'âge campanien à la liste des *Alphadon* nord-américains.

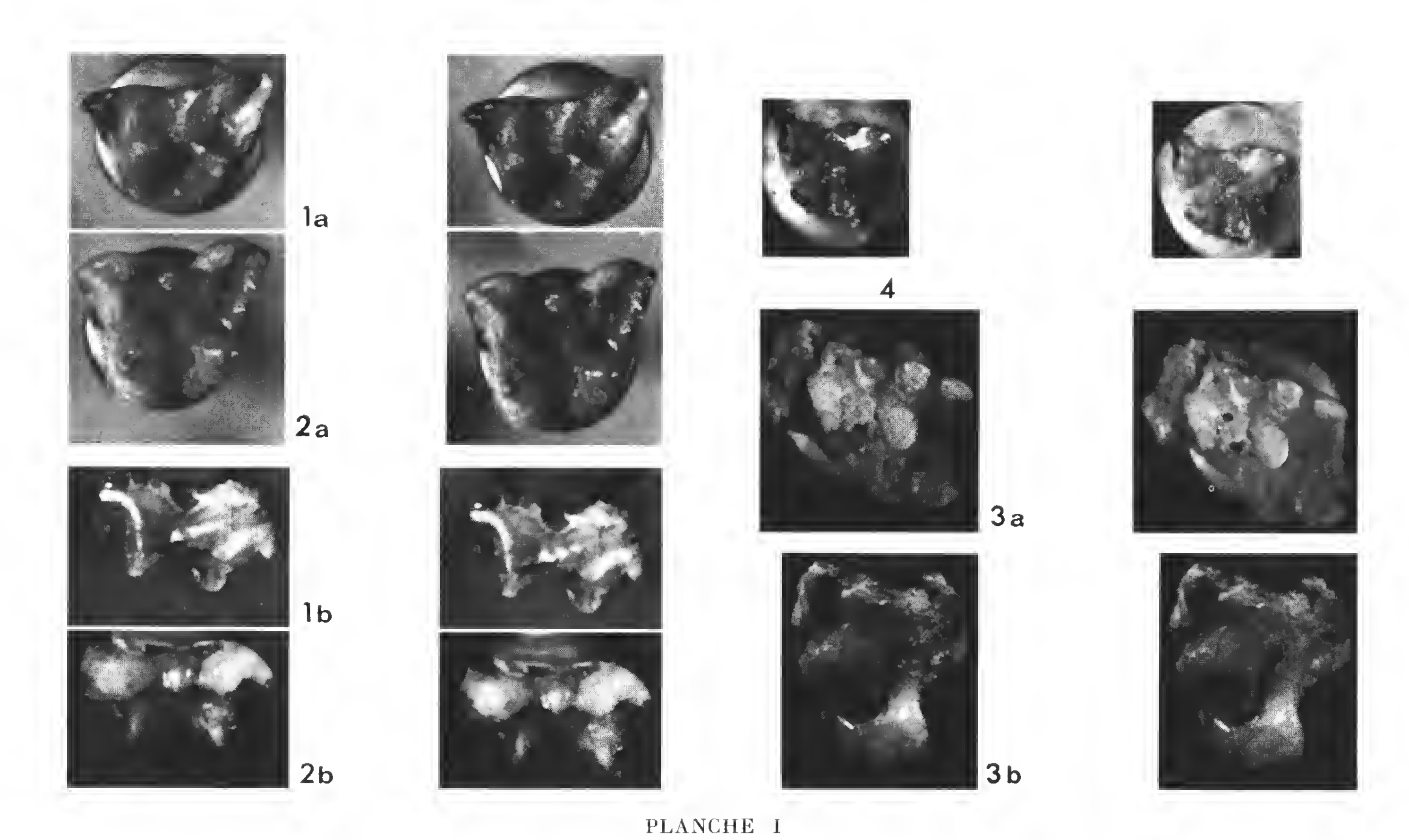


PLANCHE I

1. — LU 5968-6, *Alphadon austrinum* Sigé, M^1 ou M^2 g. incomplète : a, vue occlusale ; b, vue labiale. × 18.
2. — LU 5968-10, *Alphadon austrinum*, M^3 g. incomplète, type : a, vue occlusale ; b, vue labiale. × 18. (Fig. A-B *in* Sigé, 1971.)
3. — LU 5968-9, *Alphadon austrinum*, M^1 ou M^2 dr., fragment : a, vue occlusale ; b, vue labiale. × 18.
4. — LU 4968-1, ? didelphidé indét. 1, M sup. incomplète : vue occlusale. × 18.

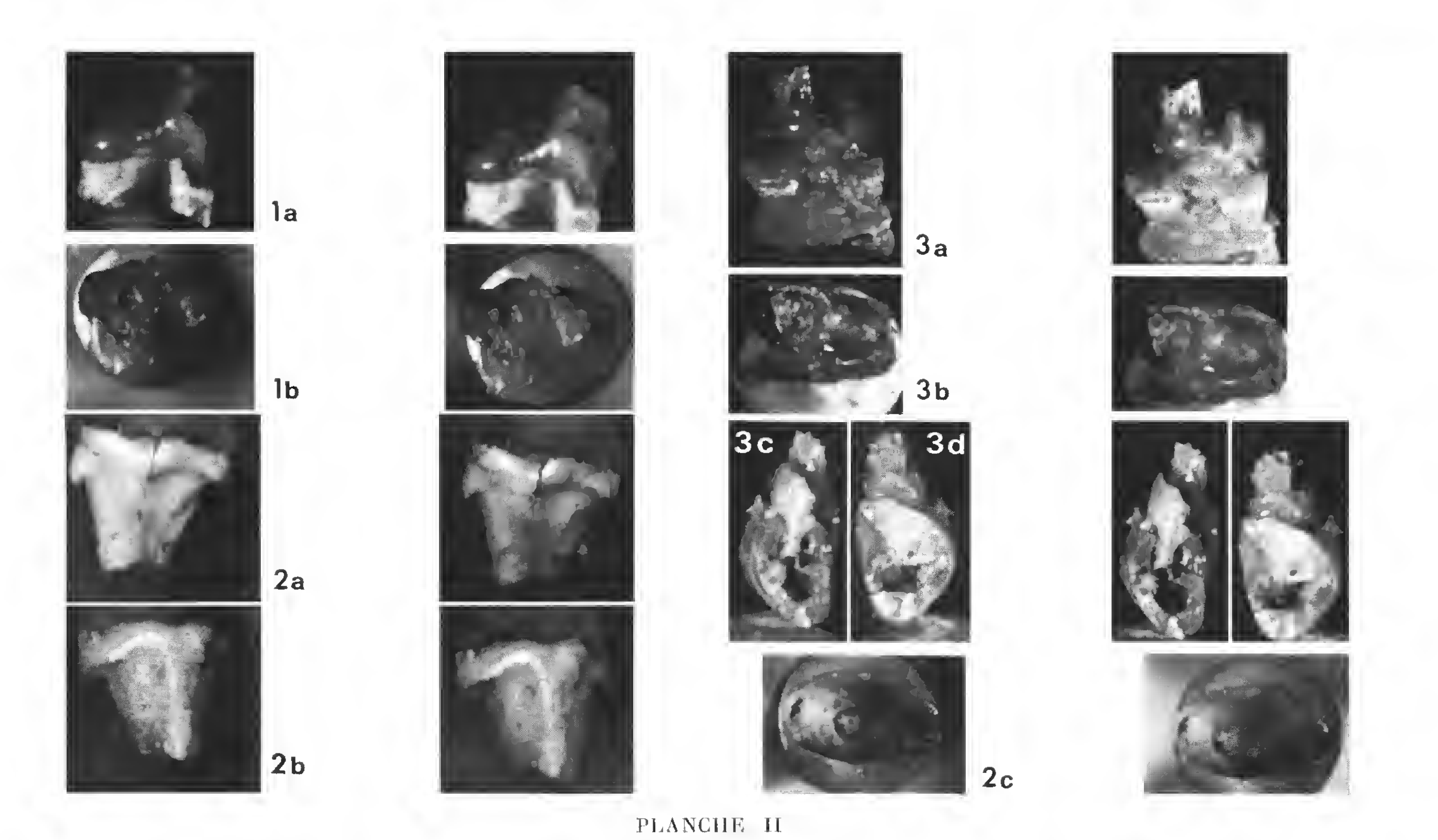


PLANCHE II

1. — LU 5968-3, ? pédiomyidé indét. 1, M inf. dr. incomplète : a, vue labiale ; b, vue occlusale. × 18.
2. — LU 5968-8, *Alphadon austrinum* ?, P^1 ou P^2 dr. : a, vue linguale ; b, vue labiale ; c, vue occlusale. × 18.
3. — LU 4968-2, didelphidé indét. 2, M_4 sur fragment d'os dentaire g. : a, vue labiale ; b, vue occlusale ; c, vue postérieure ; d, vue antérieure. × 18.

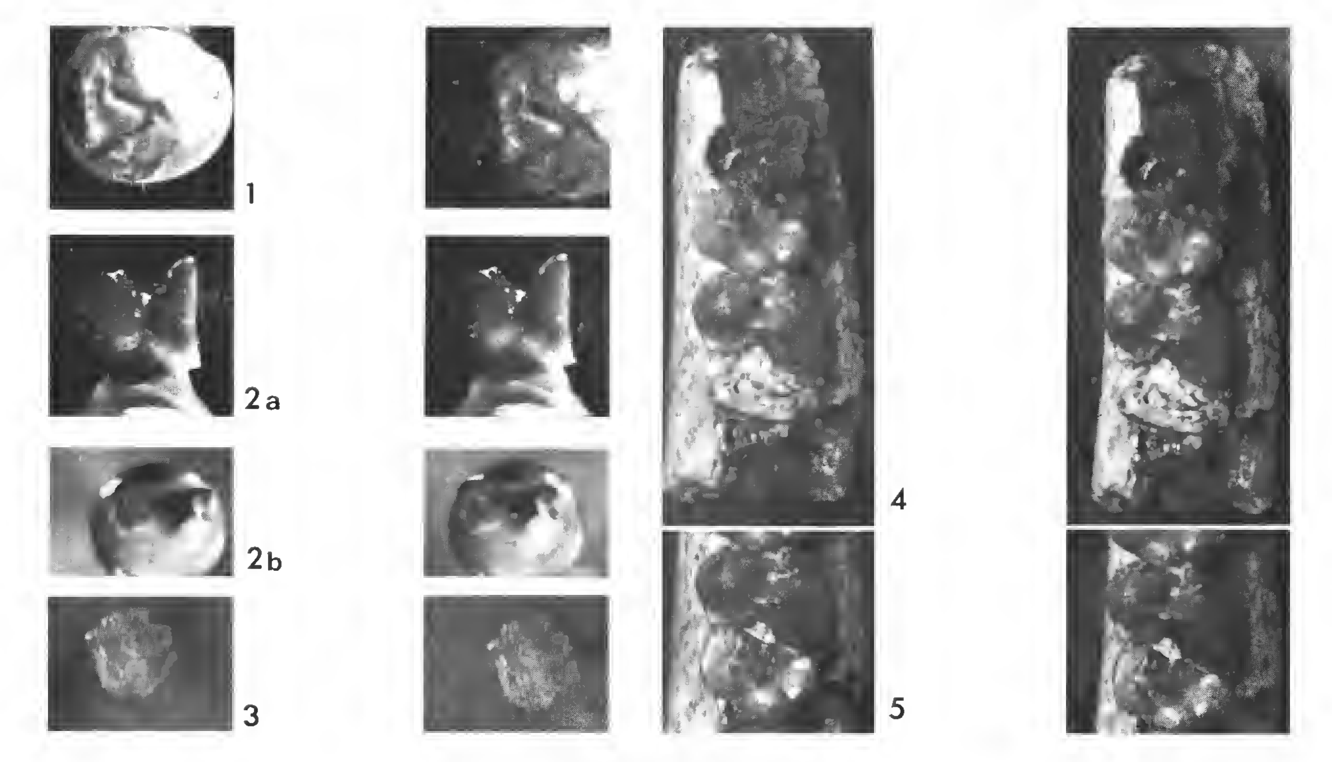


PLANCHE III

1. — LU 5968-7, thérien indét., fragment de dent : vue occlusale. × 18.
2. — LU 5968-4, didelphidé indét. 3 ou pédiomyidé indét. 2, fragment de M inf. dr. : a, vue linguale; b, vue occlusale. × 14.
3. — LU 31170-1, *Perutherium altiplanense* Thaler, fragment de M sup. g. : vue occlusale. × 5.
4. — TIT 001 (LU 31170-2), *Perutherium altiplanense*, fragment d'os dentaire g. avec M_1-M_2 incomplètes, type : vue occlusale. × 5. (Fig. A-E *in* Grambast *et al.*, 1967.)
5. — *Perutherium altiplanense*, essai de reconstitution d'une molaire inférieure : vue occlusale. × 5.

Achevé d'imprimer le 31 juillet 1973.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 99, nov.-déc. 1972,
Sciences de la Terre 19 : 375-409

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.